Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen.

Von

Dr. Heinrich Schenck.

Mit 25 Figuren im Text.

I.

Die Erforschung der Phylogenie der höherstehenden Pflanzengruppen stößt auf viele noch ungelöste Fragen. Zwar ist es in neuerer Zeit gelungen, das verbindende Glied zwischen den Farnkräutern und den Gymnospermen in der Gruppe der während der Steinkohlenperiode reich entwickelten Pteridospermen aufzufinden, und für die Herkunft der Monocotylen aus dem Dicotylenstamm der Polycarpicae scheinen manche gewichtige Gründe zu sprechen, indessen bleibt noch vieles dunkel in der Verknüpfung der von den Pteridophyten aufsteigenden Reihen der Gefäßpflanzen. Vor allem aber ist der Ursprung der Farnpflanzen selbst und der mit ihnen zur größeren Abteilung der *Archegoniaten* vereinigten Bryophyten keineswegs klargestellt. Beide Gruppen sind scharf von einander geschieden; keinerlei Zwischenformen, weder rezente noch fossile, ließen sich nachweisen und so können wir es schon als mehr wie wahrscheinlich bezeichnen, daß sie getrennten Ursprung aus einer gemeinsamen Thallophytengruppe genommen haben. Verbindende Glieder zwischen Archegoniaten und Thallophyten sind uns aber nicht bekannt. Trotzdem hegen wir vom Standpunkt der Deszendenztheorie keinen Zweifel, daß Moose und Farne aus Algen hervorgegangen sind; die Frage lautet nur, an welchen Algenstamm wir sie anschließen sollen.

Wohl die Mehrzahl der Systematiker und Morphologen neigen zu der Annahme, daß grüne Algen, im besonderen die *Coleochaeten*, die Vorfahren der Archegoniaten gewesen seien[1]. Die übereinstimmende grüne Färbung der Chloroplasten kann für diese Annahme allein kaum in Betracht kommen. Sehen wir einstweilen von den *Characeen* ab, die mit ihren eigenartigen Sexual-

1) J. Sachs stellt in seiner gedankenreichen Studie über »Architypen« *Coleochaete* als Urform an den Beginn der Archegoniaten (Flora 1898, S. 182 u. 184).

organen und mit ihrem komplizierteren Sproßbau eine scharf von den übrigen Grünalgen abgegrenzte, abseitsstehende und nach oben hin sich nicht fortsetzende Gruppe vorstellen und deren verwandtschaftliche Beziehungen ich in einem besonderen Abschnitte zu erörtern versuchen werde, so läßt sich keine einzige Gattung oogamer Chlorophyceen finden, die im Bau ihres Thallus oder im Bau ihrer Sexualorgane Annäherungen an das Verhalten der Moose oder gar der Farne aufweist. Verzweigte Zellfäden oder aus solchen gebildete Zellscheiben einerseits, der vielzellige, gabelig verzweigte Thallus der niederen Lebermoose andererseits stehen unvermittelt einander gegenüber. Die Sexualorgane der Grünalgen besitzen einen einfachen Bau; sie sind besondere Zellen, die innerhalb ihrer Membran einen oder mehrere Gameten erzeugen, und den eigenartigen Archegonien und Antheridien der Moose zwar homolog sein mögen, aber keine direkten Übergänge zu ihnen aufweisen. Selbst bei der oft zum Vergleich herangezogenen *Coleochaete* wird das anfangs freie, flaschenförmige, einzellige Oogon erst später von Hüllschläuchen umgeben, die morphologisch nichts Gemeinsames mit der Wandschicht eines Archegoniums aufweisen. Von größerer Bedeutung für unsere Frage könnten indessen die Vorgänge bei der Keimung der Oospore von *Coleochaete*[1]) erachtet werden, denn ihr Kern erfährt zunächst eine Reduktionsteilung; sie wird dann durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt, die durch weitere Teilung in je 8—16 Zellen einen mit festen Cellulosewänden versehenen Zellkörper liefern. Schließlich reißt dieser Körper auf und entläßt aus jeder Zelle eine Schwärmspore. Dieses mehrzellige Gebilde könnte vielleicht als eine ungeschlechtliche Generation, die auf die geschlechtliche folgt, angesehen werden, als ein Sporophyt, den F. Oltmanns[2]) trotz abweichender Gestalt demjenigen der Riccien und weiterhin der Archegoniaten an die Seite stellt, ohne indessen aus diesem Grunde schon eine Verwandtschaft der Coleochaeten zu letzteren ableiten zu wollen.

Am Schlusse seiner beachtenswerten Abhandlung über den Generationswechsel der Thallophyten äußert sich G. Klebs[3]) über diese Beziehungen folgendermaßen:

»Man kann mit einiger Phantasie sich vorstellen, daß es *Coleochaete*-ähnliche Vorfahren der Moose gegeben hat, bei denen aus der Zellscheibe der Oosporen besondere ungeschlechtliche Zoosporen auf dem Wege der Vierteilung entstanden, daß dann diese Zoosporen bei höheren Formen zu bestimmt gebauten unbeweglichen Sporen wurden. Mit Hilfe solcher Vorstellungen erscheint der Übergang zu den einfachen Lebermoosen, z. B. *Riccia* nicht mehr so groß, und ausgehend von dieser Form, kann man

1) F. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen I. 1904, S. 244.

2) F. Oltmanns l. c. II. 1905, S. 270 u. 271.

3) G. Klebs, Biolog. Zentralbl. Bd. 19, 1899, S. 224.

die anderen Reihen der Bryophyten phylogenetisch herleiten. Wenn man auf solche Weise gewisse Anhaltspunkte für die Phylogenie der Moose gewonnen hat, so folgt daraus noch nichts für diejenige der Farnkräuter.« . . . »Wir stehen hier vor dem dunkelsten Punkt in der Phylogenie des Pflanzenreichs. Denn die Stelle in der Reihe der niederen Pflanzen, wo die erste Andeutung eines farnähnlichen Sporophyten auftrat, war die Geburtsstätte für die gewaltig entwickelte Abteilung der Phanerogamen. Die bisher bekannten Thallophyten lassen uns völlig im dunkeln, wo diese Stätte zu finden ist.«

Ein wesentlicher Unterschied ist aber zwischen dem Oosporenzellkörper der *Coleochaeten* und selbst dem einfachsten Moossporophyten hervorzuheben. Bei *Coleochaete* werden sämtliche Tochterzellen der Oospore zu Schwärmsporen und diese Keimungsvorgänge schließen direkt an das Verhalten der mit 4 Schwärmsporen keimenden Oospore von *Oedogonium* an. Aus der Oospore geht also nicht wie aus dem befruchteten Ei der Bryophyten und Pteridophyten eine neue Einzelpflanze hervor, die erst später ungeschlechtliche Sporen erzeugt und bei der dann die Reduktionsteilung in die Mutterzellen dieser Sporen verlegt ist. *Riccia* besitzt allerdings unter allen Moosen den einfachsten Sporophyten, einen kugeligen Gewebekörper, dessen Zellen sämtlich bis auf die einschichtige Wand zu Sporenmutterzellen werden. Nun ist es keineswegs erwiesen, daß sie einen archaischen Lebermoostypus vorstellt; man kann sie auch, vielleicht mit mehr Recht, als eine abgeleitete Form mit einfacher gewordenem Sporophyt betrachten. Jedenfalls muß man auch die übrigen primitiven Lebermoose, besonders die *Anthocerotaceen* schon hier zum Vergleich heranziehen und dann zeigt sich zwischen *Coleochaete* und den Moosen eine weite Kluft, über die keine sichere Brücke führt. So scheint es mir, daß die oogamen Grünalgen nicht befähigt waren, zu höheren Stufen der Organisation emporzusteigen.

Auch zwischen *Rhodophyceen* und Moosen lassen sich engere Beziehungen nicht erkennen. So bleiben also nur die *Phaeophyceen* übrig. Der Gedanke einer Ableitung der Moose und Farne von den Braunalgen ist schon wiederholt ausgesprochen worden, für die Farne von H. Potonié [1]), und für sämtliche Archegoniaten und für die Characeen von H. Hallier [2]). Die Begründungen, die diese beiden Autoren ihren phylogenetischen Spekulationen geben, kann ich allerdings nicht in allen Punkten als zutreffend anerkennen und auch nicht für ausreichend ansehen; auf einige wesentliche Differenzen werde ich weiter unten zurückkommen.

1) H. Potonié, Zur Stammesgeschichte des Farnprothalliums. Naturw. Wochenschr. 1907, Bd. 6, S. 161. Dort auch die früheren Aufsätze desselben Autors zitiert.

2) H. Hallier, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Jahrb. der Hamburger Wissensch. Anstalten Bd. 19, 1901, S. 70.

Neue Gesichtspunkte ergeben sich indessen, wenn wir die in letzter Zeit eingehender untersuchte Braunalgenfamilie der *Dictyotaceen* zum Vergleich heranziehen und wenn wir auf Grund vergleichend morphologischer Betrachtung die Homologien der Fortpflanzungsorgane feststellen.

Bei *Dictyota*[1]) treffen wir, soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, zum ersten Male unter den Thallophyten genau dieselbe Form des regelmäßigen Generationswechsels ausgeprägt, die allgemein bei den Archegoniaten herrscht. Beide Generationen sind in ihrer vegetativen Gestaltung bei Dictyota aber von gleicher Beschaffenheit oder »homomorph«. Dies zeigt uns, daß die Zahl der Chromosomen in den sich teilenden Kernen, die in der haploiden oder gametophyten Generation 16 beträgt und halb so groß ist wie in dem diploiden Sporophyten, keine wesentliche Bedeutung für die vegetative Ausgestaltung der Pflanze haben kann. Nach den neueren cytologischen Untersuchungen von Farmer und Digby[2]), von Strasburger[3]), Yamanouchi[4]) u. a. über Aposporie und Apogamie bei Pteridophyten wird auch bei diesen Gewächsen weder der Gametophyt durch diploide Kerne noch der Sporophyt durch haploide an seiner spezifischen Ausgestaltung gehindert.

Bei den Archegoniaten sind die beiden Generationen »heteromorph«. Das Sporogon der Moose entspricht dem Sporophyten, die Moospflanze dem männlichen und weiblichen Gametophyten von Dictyota. Die Entwicklungsbedingungen für die aus den Sporen und für die aus den befruchteten Eizellen hervorgehenden Keimlinge der Moose sind verschieden, während sie bei Dictyota die gleichen sind.

Ein Vergleich der Fortpflanzungsorgane, den wir zunächst vornehmen wollen, wird uns zeigen, 1. daß die Antheridien und Archegonien der Moose und Farne den plurilokulären Gametangien der Braunalgen homolog sind und 2. daß die Sporenmutterzelle der Moose und Farne in dem Tetrasporangium von Dictyota ihr Homologon findet. Auch der Vergleich der Vegetationsorgane ergibt mancherlei Anknüpfungspunkte für die Annahme von verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Braunalgen und Archegoniaten[5]).

---

1) J. Reinke, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfes von Neapel. Nova Acta Leop. Carol. Akad. Bd. 40, 1878.

D. M. Mottier, Nuclear and cell division in Dictyota dichotoma. Annals of Botany Bd. 14, 1900, S. 163.

J. L. Williams, Studies in the Dictyotaceae. Annals of Botany Bd. 18, 1904, S. 141 u. 183; Bd. 19, 1905, S. 531.

2) Farmer and Digby, Annals of botany. Bd. 21, 1907, S. 161.

3) Strasburger, Flora Bd. 97, 1907, S. 167.

4) Yamanouchi, Botan. Gazette Bd. 44, 1907, S. 142.

5) Auf diese Beziehungen habe ich bereits 1905 in der 7. Auflage des Bonner Lehrbuchs der Botanik S. 339 hingewiesen. Vgl. 9. Aufl., 1908, S. 356. — Ich bemerke,

II. Vergleich der Sexualorgane der Archegoniaten mit den Gametangien der Braunalgen.

Wir gehen von der Betrachtung der Gametangien der Phaeosporeen[1]) aus. Allgemein entstehen diese Organe aus einzelnen Zellen, die sich durch Querwände und meist auch durch Längswände in kleine Gametenzellen teilen. So entsteht ein vielfächeriges Gebilde, das bei der

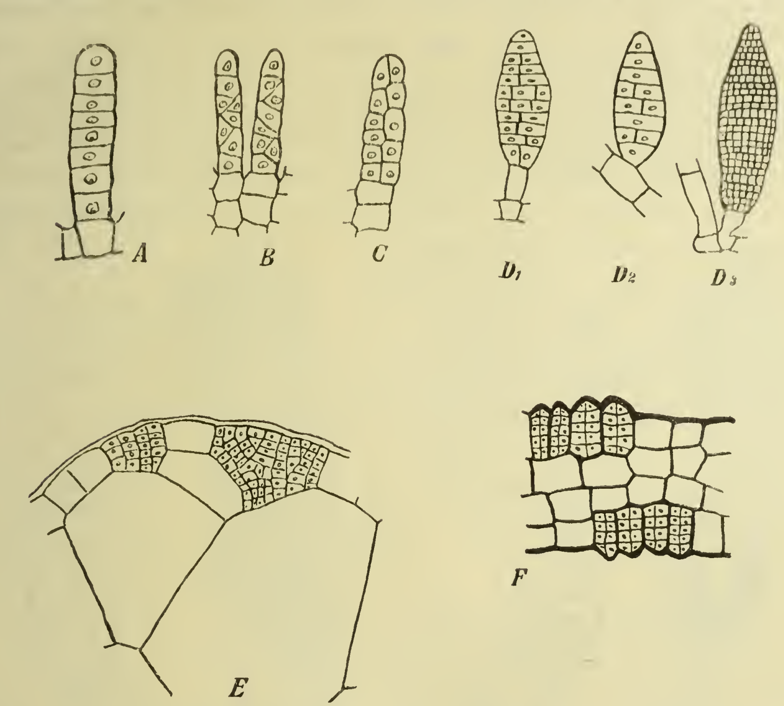


Fig. 1. Plurilokuläre Gametangien der Phaeophyceen, zusammengestellt aus Oltmanns Morph. u. Biol. der Algen. I. — *A* Ascocyclus secundus, nach Reinke, *B* Lithoderma fatiscens, nach Kuckuck, *C* Ralfsia clavata, nach Reinke, *D* Ectocarpus Padinae; 3 verschiedene Formen: $_1$ Meiosporangium, $_2$ Megasporangium, $_3$ Antheridium, nach Sauvageau, *E* Pogotrichum filiforme, nach Rosenvinge, *F* Punctaria latifolia, Gametangiensori, nach Bornet.

Reife die nackten, mit je 2 Cilien begabten Gameten entläßt, und zwar reißt entweder jedes Fach seitlich auf, oder es wird am Scheitel eine

daß die nachfolgenden Erörterungen keine eigenen Beobachtungen, sondern vergleichend morphologische Betrachtungen bringen, die sich auf die neuere Literatur, sowie auf die zusammenfassenden Arbeiten in den »Natürlichen Pflanzenfamilien«, ferner von F. Oltmanns über Algen, von K. Goebel und D. Campbell über die Archegoniaten, gründen, aber von neuen Gesichtspunkten aus das Problem der Herkunft der höheren Pflanzen zu beleuchten versuchen sollen.

1) Vgl. F. Oltmanns l. c. I. S. 465.

gemeinsame Austrittsstelle gebildet, aus welcher die Gameten in Schleim eingebettet nach Auflösung der inneren Wände ausschlüpfen, um dann paarweise zu kopulieren. In manchen Fällen vermögen diese Schwärmer auch ohne Kopulation sich weiter zu entwickeln, indessen spielt diese Tatsache bei unserer morphologischen Betrachtung keine Rolle.

Meist stehen die ovalen oder zylindrischen Gametangien als Seitenästchen am Thallus oder sie sprossen aus oberflächlichen Rindenzellen hervor; sie können aber auch in der oberflächlichen Rindenzellschicht liegen, ohne aus ihr hervorzuragen. Bald treten sie zerstreut am Thallus auf, bald unmittelbar neben einander in Gruppen oder Sori. Einige Beispiele mögen ihre verschiedenen Formen erläutern. Bei *Ascocyclus* (Fig. 1, A) liegt eine sehr einfache Bildung vor; eine Rindenzelle wölbt sich vor und wächst unter sukzessiven Querteilungen zu einer zylindrischen, einfachen Zellreihe heran. Bei *Lithoderma* und *Ralfsia* (Fig. 1, B, C) verlaufen die Wände zum Teil etwas schief und einige Längswände treten hinzu. Bei *Sphacelaria* und manchen *Ectocarpus*-Arten (Fig. 1, D) erscheinen ellipsoidische, in zahlreiche würfelförmige Zellchen gekammerte Gametangien. *Pogotrichum* (Fig. 1, *E*) zeigt sie in der Rindenschicht eingebettet, *Punctaria* (Fig. 1, *F*) in Gruppen, die sich aus der Rinde nur sehr wenig vorwölben. *Streblonema* zeichnet sich durch verzweigte Gametangien aus.

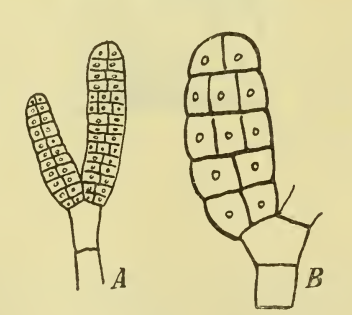


Fig. 2. Antheridien (*A*) und Oogonium (*B*) von *Cutleria multifida*, $^{400}/_{1}$. Nach Reinke, Nova Acta XL, 1878, tab. VIII.

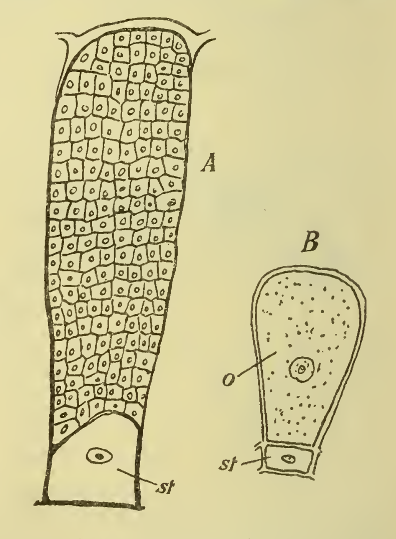


Fig. 3. Antheridium (*A*) u. Oogonium (*B*) von *Dictyota dichotoma*. Schematisiert nach Reinke und Williams.

Bei höherstehenden Phaeosporeen tritt Oogamie an Stelle von Isogamie und die Gametangien sind in wenigfächerige Oogonien und in vielfächerige Antheridien differenziert. Dies ist der Fall bei *Cutleria* (Fig. 2). Noch einen Schritt weiter gehen die Dictyotaceen (Fig. 3). Nach Abgliederung einer basalen Stielzelle wird am weiblichen Organ die ganze obere Zelle zum Oogonium, aus welcher nur eine Eizelle entlassen wird, während das männliche Organ sich in sehr zahlreiche Spermatozoidzellen kammert.

Den Gametangien der Braunalgen stellen wir die Antheridien und Archegonien der Bryophyten und Pteridophyten als gleichwertige Organe an die Seite. B. M. Davis[1]) hat meines Wissens zuerst diese Homologie klar zum Ausdruck gebracht. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Sexualorganen der genannten Pflanzengruppen besteht darin, daß die Braunalgen sämtliche Zellen des Gametangiums als Gameten ausbilden, während bei den Moosen und Farnen eine sterile, meist einschichtige Wandung differenziert wird. Mit Recht führt Davis[2]) diese letzte Neubildung am Gametangium auf den Einfluß des Mediums der Luft zurück; beim Übergang einer Wasserpflanze zur terrestrischen Lebensweise würde die Ausbildung eines peripherischen schützenden Gewebes die erste Strukturänderung sein, die ein Organ erfahren müßte.

Das Antheridium der Bryophyten[3]) besteht aus einem mehrzelligen Stiel und einem keulenförmigen oder kugeligen Körper, der innerhalb einer meist einfachen Wandschicht zahlreiche Spermatozoidmutterzellen enthält. Die Öffnung vollzieht sich am Scheitel ähnlich wie bei manchen Braunalgen, z. B. *Ectocarpus siliculosus*. Bei den Laubmoosen tritt im Gegensatz zu den Lebermoosen und Sphagnaceen als eine neue Komplikation die apikale Öffnungskappe hinzu, die aus einer Zellgruppe oder auch aus nur einer Zelle besteht und bei der Reife des Organs verquillt.

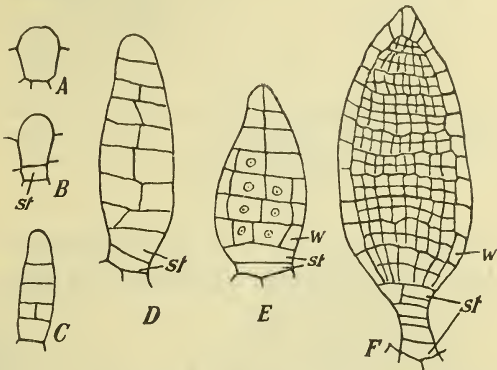


Fig. 4. Entwicklung des Marchantiaceen-Antheridiums (*Fegatella conica*). *A* Einzellige Anlage, *B* die Stielanlage *st* abgeteilt, *E* Anlage der Wandschicht *w*. Nach E. Bolleter, Beihefte zum Botan. Zentralblatt. Bd. XVIII. 1905. *A*—*E* 400/1, *F* 220/1.

1) B. M. Davis, The origin of the Archegonium, Annals of botany Bd. 17, 1903, S. 477. Vergl. auch: The relationships of Sexual organs in plants, Botan. Gazette, Bd. 38, 1904, S. 246. In seiner ersten Abhandlung (S. 486) sagt Davis, daß die Homologie der Sexualorgane noch keinen Beweis für die phylogenetische Ableitung der Bryophyten von den Braunalgen abgebe; er ist vielmehr geneigt (S. 491, 492), die Vorfahren der Moose in uns unbekannten ausgestorbenen Grünalgen, die aber plurilokuläre Sporangien gebildet hätten, zu suchen. Dieser Ansicht schließt sich auch G. M. Holferty (Bot. Gazette Bd. 37, 1904, S. 120) an. Ich sehe aber die Notwendigkeit einer solchen Annahme nicht ein, meine vielmehr, man müsse versuchen, auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials mit möglichst wenig Hypothesen auszukommen und zunächst den viel einfacheren Weg, der von den Braunalgen direkt zu den Moosen und Farnen führt, zu begehen.

2) Davis l. c. Annals of botany 1903, S. 488, 489.

3) Vergl. K. Goebel, Organographie S. 236 und 240.

Es ist bemerkenswert, daß bei den tieferstehenden Lebermoosen, den *Marchantieen* und *Riccieen*[1]), das Antheridium noch in ähnlicher Weise sich entwickelt wie bei Braunalgen. [Fig. 4] Eine oberflächliche Thalluszelle wölbt sich vor, teilt sich durch sukzessive Querwände zu einer Reihe scheibenförmiger Zellen; die unterste wird zum mehrzelligen Stiel, die übrigen führen zunächst eine Quadrantenteilung aus, worauf durch tangentiale Längswände die Wandschicht von den zu kleinen Spermatozoidmutterzellen sich weiter teilenden Innenzellen abgegrenzt wird.

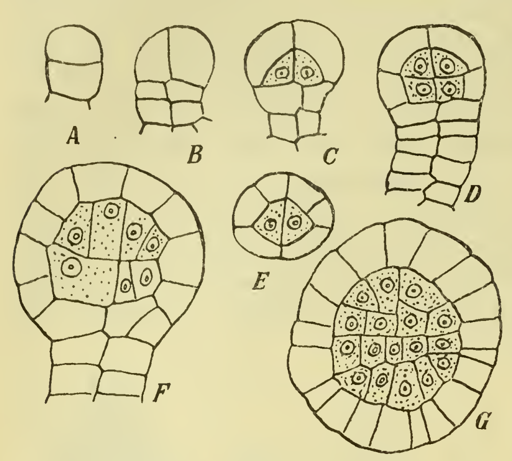


Fig. 5. Entwicklung des Jungermanniaceen-Antheridiums (*Porella Bolanderi*). *A—D*, *F* Längsschnitte, *E*, *G* Querschnitte. 600/1, Nach D. Campbell S. 105 u. 106.

Übergänge führen von diesem primitiven Typus zu dem Verhalten der Jungermanniaceen[2]). [Fig. 5]. Die Antheridiumanlage teilt sich hier sukzessive in 3 Querscheiben, wovon nur die oberste zum Antheridienkörper wird, indem sie sich zunächst durch eine senkrechte Mittelwand in 2 Zellen teilt (*B*). Durch 2 sich schief ansetzende Längswände wird nunmehr die Anlage der Wandschicht und des Spermatozoidmutterzellenkomplexes geschieden [*C D E*].

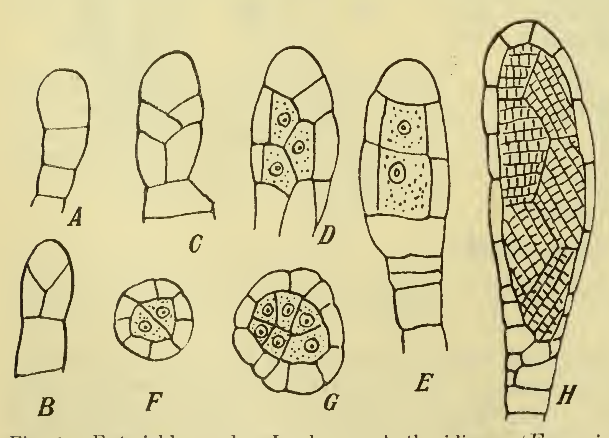


Fig. 6. Entwicklung des Laubmoos-Antheridiums (*Funaria hygrometrica*). *A—E* Längsschnitte; *F*, *G* Querschnitte; *E* rechtwinklig zu *D*. In *B* Bildung der Scheitelzelle. *H* älteres Stadium. *A—G* 600/1, *H* 300/1. Nach D. Campbell S. 196.

Einen Schritt weiter entfernen sich die Laubmoose[3]) (Fig. 6) in der Zellteilungsfolge des sich entwickelnden Antheridiums von den Braunalgen. Die Anlage des Organs teilt sich zunächst quer und

1) K. Goebel l. c. S. 240; D. Campbell, Mosses and ferns 1905, S. 32 u. 50.

2) K. Goebel l. c. S. 240 und Flora Bd. 90, 1902, S. 279; D. Campbell l. c. S. 105.

3) K. Goebel l. c. S. 241; D. Campbell l. c. S. 196; Ruhland in Nat. Pflanzenfam. I. 3, S. 212.

scheidet so eine oder einige wenige basale, den mehrzelligen Stiel aufbauende Querscheiben ab; die Endzelle aber bildet 2 zu einander geneigte Teilungswände[1]) und liefert so eine zweischneidige Scheitelzelle, die zum Aufbau des Antheridiumkörpers eine größere Anzahl von Segmenten rechts und links abteilt und schließlich in eine peripherische Wandzelle und eine Innenzelle zerlegt wird. In den Segmenten erfolgt die Abgrenzung der Wandzellen und der Innenzellen in ähnlicher Weise wie bei den Jungermanniaceen. Die Innenzellen liefern die Spermatozoidmutterzellen durch fortgesetzte weitere Teilung.

Ein sehr eigenartiges, von allen übrigen Moosen abweichendes Verhalten der Antheridiumentwicklung bieten uns die Anthocerotaceen[2]) [Fig. 7], die auch in manchen anderen Charakteren sich als eine selbständige Gruppe von den übrigen Lebermoosen abheben. Die Antheridien werden hier endogen im Thallus angelegt, sie stehen einzeln oder zu 4 gruppiert in einem Interzellularraum, der von einer 2schichtigen Decke nach außen überwölbt ist. Die Entwicklung vollzieht sich durch Querteilung einer oberflächlichen Thalluszelle in 2 Zellen, von denen die äußere die Decke *d* liefert, während sich die innere bis auf eine basale Ansatzstelle von den umgebenden Zellen loslöst, auf diese Weise in einen sich erweiternden Interzellularraum zu liegen kommt und nun direkt zu einem Antheridium wird oder sich durch Längswände in 4 Antheridiumanlagen weiter teilt. Sekundäre Antheridien können später durch Sprossung aus der Basis der älteren hinzukommen.

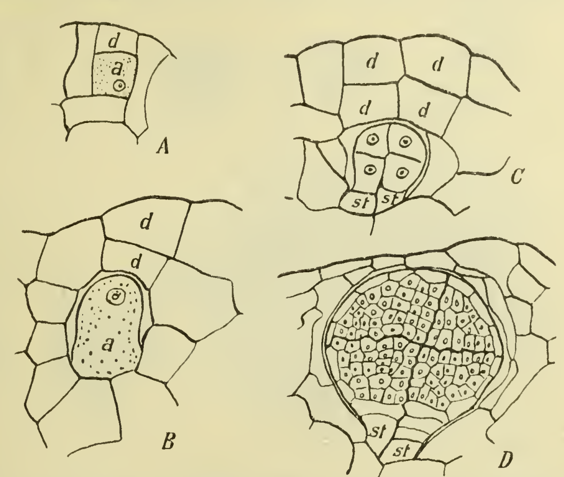


Fig. 7. Entwicklung des Anthocerotaceen-Antheridiums (*Anthoceros Pearsoni*). *A d* Deckzelle, *a* Endogene Antheridiumanlage. *B* Interzellularraum um letztere gebildet. *C* Teilung in die Stielzellen *st* und in die Oktanten. *D* Älteres noch unreifes Antheridium. Nach D. Campbell S. 129.

Auch die Zellteilungen in den Anlagen erfolgen in anderer Weise wie

1) Bei gewissen Braunalgengametangien treten auch schon schiefe Wände auf (Fig. 1 *B*).

2) D. Campbell l. c. S. 129, 130, 147, 149 und Annals of botany Bd. 21. 1907, S. 467; Bd. 22, 1908, S. 91.

D. Mottier, Annals of botany Bd. 8, 1894.

bei den übrigen Lebermoosen. Nach einer Quadrantenteilung durch 2 Längswände werden durch eine Querteilung 4 Basalzellen abgetrennt, die den 4 reihigen Stiel *st* liefern. Der Antheridiumkörper wird durch eine Querteilung in Oktanten zerlegt, diese durch je eine perikline Wand in je eine Wandzelle und je eine Innenzelle als Anlage des Spermatozoidenkomplexes.

Das Verhalten der Anthocerotaceen hat für unser Thema eine ganz besondere Bedeutung; es zeigt uns, daß sonst exogene Organe hier mit einem Sprunge im Innern der Pflanze angelegt werden. Trotzdem werden wir aber das Antheridium von Anthoceros als homolog dem der übrigen Moose betrachten müssen[1]).

Ein Blick auf das Pteridophyten-Antheridium zeigt uns wiederum andere Entwicklungsweisen dieses Organs. Für unsere Zwecke genügt es, die beiden hauptsächlichsten Typen herauszugreifen.

Bei den eusporangiaten Farnen, Lycopodiaceen, Equisetaceen sind die Antheridien eingesenkt, ihr kugeliger, spermatogener Zellkomplex wird nach außen von einer Zellschicht überwölbt. Als Beispiel diene *Ophioglossum*. Die Anlage des Antheridiums ist eine oberflächliche Zelle, die sich zunächst durch eine tangentiale Wand in 2 Zellen teilt, wovon die obere die Decke, die untere den spermatogenen Komplex liefert.

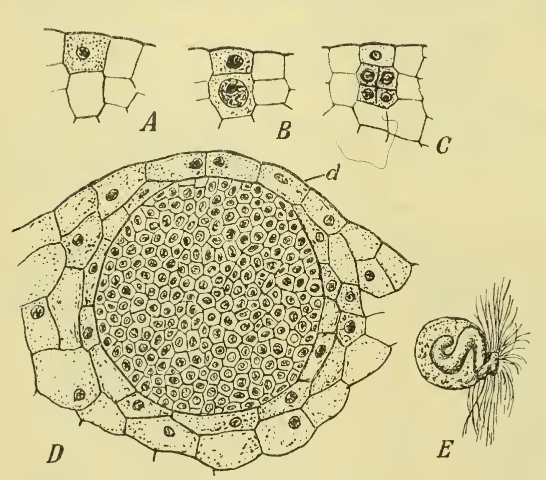


Fig. 8. Entwicklung des Eusporangiaten-Antheridiums (*Ophioglossum vulgatum*). *A—D* $^{150}/_{1}$. *E* Spermatozoid, $^{550}/_{1}$. Nach BRUCHMANN, Bot. Ztg. 1904. Taf. VIII.

Auch unter den Archegonien gibt es eingesenkte Formen (Anthoceros, Pteridophyten). Die Frage, ob die eingesenkten oder ob die frei hervorragenden Sexualorgane den ursprünglichen Typus bezeichnen, läßt sich nicht beantworten. Beide Typen mögen gleich ursprünglich sein, denn wir treffen sie beide auch schon unter den Gametangien der Phaeosporeen an. Von dem Gametangium

1) D. CAMPBELL (Mosses and ferns, S. 119) meint, das Antheridium der übrigen Lebermoose müsse einer ganzen endogenen Antheridiumgruppe von Anthoceros mitsamt ihrer zweischichtigen Decke gleichgesetzt werden. Allerdings leiten sich Decke und Antheridiumgruppe von einer einzigen oberflächlichen Zelle ab, aber die ersten Meristemteilungen können für Homologien, die erst mit der eigentlichen Anlage des betreffenden Organs beginnen, keine Verwertung finden.

von Pogotrichum (Fig. 1, *E*) unterscheidet sich das Ophioglossum-Antheridium morphologisch nur durch seine Deckenbildung.

Die leptosporangiaten homosporen Farne zeichnen sich den übrigen Pteridophyten gegenüber durch eine besondere Form der Antheridien aus, die als kleine kugelige Gebilde den Prothallienzellen aufsitzen (Fig. 9) und aus ihnen in Form einer Papille, die durch eine Querwand abgeteilt wird, hervorsprossen. Die einschichtige Wand besteht aus 4 unteren, 4 oberen seitlichen Zellen und einer apikalen Deckzelle, die den aus einer einzigen Innenzelle *i* hervorgehenden spermatogenen Zellkomplex umschließen. Die Zellteilungsfolge zeigt Verschiedenheiten bei den einzelnen Familien[1]) und weicht ab von der regelmäßigen Querscheibenbildung in den jungen Braunalgengametangien.

Das Archegonium der Bryophyten und Pteridophyten entfernt sich in seiner Struktur und Entwicklung weit mehr als das Antheridium von den ihnen homologen Gebilden der Braunalgen.

Bei den Bryophyten, mit Ausnahme der Anthocerotaceen, besteht das Archegonium aus einem mehrzelligen Stiel, einem Bauchteil und einem Halsteil. Die Wand des Bauchteils umschließt eine einzige Eizelle, über welcher die Bauchkanalzelle liegt und auf diese folgt nach oben hin im Halse die Reihe der Halskanalzellen. Der Hals öffnet sich an seiner Spitze, Bauch- und Halskanalzellen liefern Schleim.

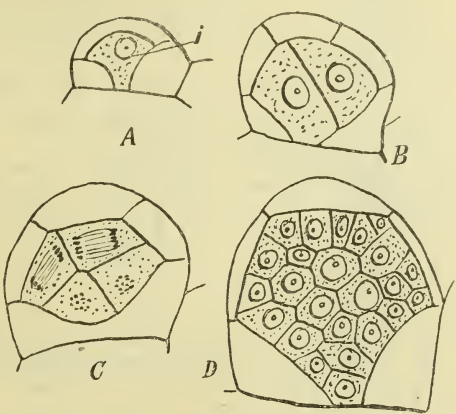


Fig. 9. Entwicklung des Leptosporangiaten-Antheridiums (*Onoclea Struthiopteris*). Längsschnitte, $^{600}/_{1}$. Nach D. Campbell S. 313.

Die Reduktion der Zahl der weiblichen Sexualzellen auf eine einzige ist unter den Braunalgen bei *Dictyota* vollzogen. Das Moosarchegonium wird man aber eher von einem mehrfächerigen Oogonium nach Art desjenigen von *Cutleria* (Fig. 2, *B*) abzuleiten geneigt sein. Die Ausbildung einer Wandschicht läßt sich auf den Einfluß des Mediums der Luft zurückführen. Etwas Eigenartiges und Neues stellen die Kanalzellen vor, die den Braunalgen fehlen, bei einem submersen Oogonium aber auch überflüssig sein würden. Ihre Differenzierung möchte ich ebenfalls als eine Anpassung an das Luftleben auffassen. In phylogenetischer Hinsicht kann man die Kanalzellen als sterilgewordene Sexualzellen betrachten, die mit der Übernahme einer neuen Funktion ihren reproduktiven Charakter einbüßten,

1) Man vergleiche hierüber K. Goebel l. c. S. 292; D. Campbell l. c. S. 315, 350, 376.

gelegentlich aber noch volle Ausbildung zu Sexualzellen erlangen können. Bereits K. GOEBEL[1]) hat unter Hinweis auf Zwitterbildungen bei Moosen richtig erkannt, daß die Innenzellen der Archegonien und Antheridien einander entsprechen. Dies geht besonders deutlich auch aus den mannigfachen Übergangsgebilden von weiblichen zu männlichen Organen hervor, die von TH. M. HOLFERTY[2]) bei *Mnium cuspidatum* aufgefunden worden sind. Aus seinen Abbildungen sei hier ein instruktives Zwitterorgan in Fig. 10 wiedergegeben, welches spermatogene Zellkomplexe, eine Eizelle mit Bauchkanalzelle und über ihr noch einige Halskanalzellen umschließt. Archegonien, in denen an Stelle einer Halskanalzelle noch eine zweite Eizelle nebst ihrer Bauchkanalzelle auftritt, sowie auch mit anderen Abweichungen versehene, sind nicht nur bei Moosen[3]), sondern auch bei Pteridophyten[4]) gelegentlich beobachtet worden.

Aus diesen Befunden ergibt sich, daß **Archegonien und Antheridien durchaus homologe Gebilde sind.**

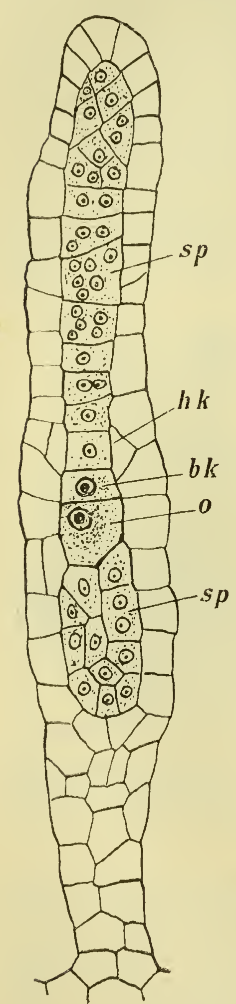


Fig. 10. Bisexuales Organ von *Mnium cuspidatum*. *o* Eizelle. *bk* Bauchkanalzelle. *hk* Halskanalzellen. *sp* Spermatogene Zellen im oberen Teile und unterhalb der Eizelle entwickelt. $^{465}/_{1}$. Nach HOLFERTY, Bot. Gazette Bd. 37, 1904, Taf. VI. Fig. 40.

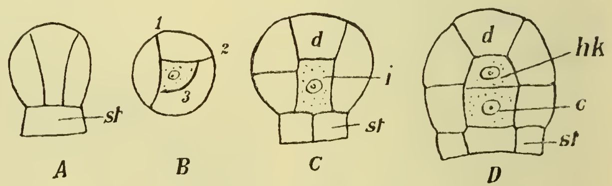


Fig. 11. Entwicklung des Lebermoos-Archegoniums. *A*, *C*, *D* Längsschnitte, *B* Querschnitt zu *A*. Erklärung im Text. Nach GOEBEL, Org. S. 243.

Während das Antheridium der niederen Lebermoose in seiner Entwicklungsgeschichte noch un-

1) K. GOEBEL, Homologie in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora Bd. 90, 1902, S. 301.

2) G. M. HOLFERTY, The archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gazette Bd. 37, 1904, S. 106.

3) G. M. HOLFERTY l. c. tab. VI. fig. 43, 44.

W. C. COKER, On the occurence of two egg cells in the archegonium of *Mnium*. Bot. Gazette Bd. 35, 1903, S. 136.

MARY C. BLISS, The occurence of two venters in the archegonium of *Polytrichum juniperinum*. Botan. Gazette Bd. 36, 1903, S. 141.

TH. FLORENCE LYON, Polyembryony in *Sphagnum*. Botan. Gazette Bd. 39, 1905, S. 365.

4) TH. FLORENCE LYON, The evolution of the sex organs of plants. Botan. Gazette Bd. 37, 1904, S. 280.

mittelbare Anklänge an das Antheridium der Braunalgen aufweist, schließt sich die Zellteilungsfolge des jungen Archegoniums der Lebermoose an diejenige des Antheridiums der Jungermanniaceen, allerdings mit einem gewissen Unterschiede, an. Bei den Lebermoosen[1]) [Fig. 11] nimmt das Archegonium seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle, die zunächst eine untere, den mehrzelligen Stiel liefernde Querscheibenzelle *st* abteilt. Die obere Zelle wird durch 3 Längswände in eine mittlere und 3 peripherische Zellen zerlegt, die mittlere durch eine Querwand in die Deckelzelle *d* und die Innenzelle *i*, letztere nochmals quer in die Mutterzelle der Halskanalzellen *hk* und die Zentralzelle *c*, aus welcher später die Eizelle und die Bauchkanalzelle hervorgeht. Die Halskanalwandung wird von den peripherischen Zellen geliefert.

Abweichend verhalten sich unter den Lebermoosen nur die Anthocerotaceen[2]) [Fig. 12]. Ihr Archegon ist zwar ganz eingesenkt, entwickelt sich aber nicht endogen, sondern aus einer oberflächlichen Zelle. Die axiale Zelle *a*, die der mittleren Zelle in Fig. 11 *A* entspricht, teilt sich zunächst quer in eine äußere Zelle *d* und eine innere bald größer werdende Zentralzelle *c*, erstere nochmals quer in eine äußere, den 4zelligen Deckel liefernde Zelle *d*, und eine innere *hk*, die Mutterzelle der 4 Halskanalzellen, die also hier nicht von der Zentralzelle abgeschnitten wird. Letztere liefert vielmehr direkt durch eine Querteilung die Eizelle *o* und die Bauchkanalzelle *bk*. Wir können das ganze Gebilde dem in der peripherischen Zellschicht liegenden Gametangium von Pogotrichum [Fig. 1, *E*] vergleichen. Die Einsenkung des Organs ist also nichts wesentlich Neues.

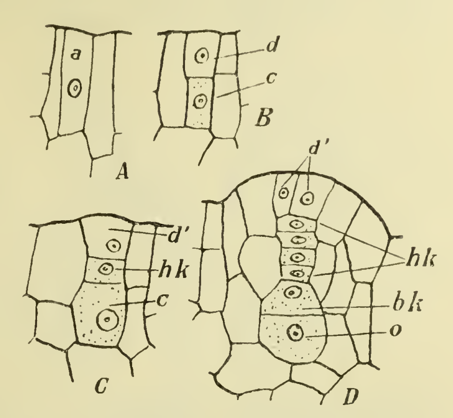


Fig. 12. Entwicklung des Anthocerotaceen-Archegoniums (*Notothylas orbicularis*). Erklärung im Text. 600/1. Nach D. Campbell S. 150.

Die Entwicklung des Archegoniums der Laubmoose[3]) [Fig. 13] verläuft nach einem besonderen und recht komplizierten Typus, der sich am nächsten an die Antheridiumentwicklung der Laubmoose anschließt. Aus der Anlage *A* wird eine zweischneidige Scheitelzelle abgeteilt, die hinter einander eine Anzahl Segmente zum Aufbau des vielzelligen Stieles liefert. Darauf geht sie über zur Bildung des eigentlichen Archegonium-

1) K. Goebel, Organographie S. 241 und Flora Bd. 90, 1902, S. 299.

2) D. Campbell l. c. S. 127. 132, 147, 150.

3) G. M. Holferty, The archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gazette Bd. 37, 1904, S. 106.

körpers, indem sie durch longitudinale Wände 2 peripherische Zellen (p_1 p_2 in *E* u. *F*) und durch eine Querwand die Innenzelle *i* abtrennt. Sie erhält auf diese Weise 3seitige, unten abgestutzte Gestalt (s_1 in *F*, *G*). Durch fortgesetzte Segmentbildung aus dieser 3schneidigen Scheitelzelle wird die lange Halswandung aufgebaut, die durch Längsteilung der Segmente 6reihig wird (*J*, *K*). Die Innenzelle teilt sich zunächst in die Zentralzelle *c* und die Anlage der Halskanalzellen *h k* [*G*]. Die Zahl der Halskanalzellen, die größtenteils durch weitere Teilung aus *h k* entstehen, kann aber auch noch dadurch vermehrt werden, daß die Scheitelzelle sich einige Male

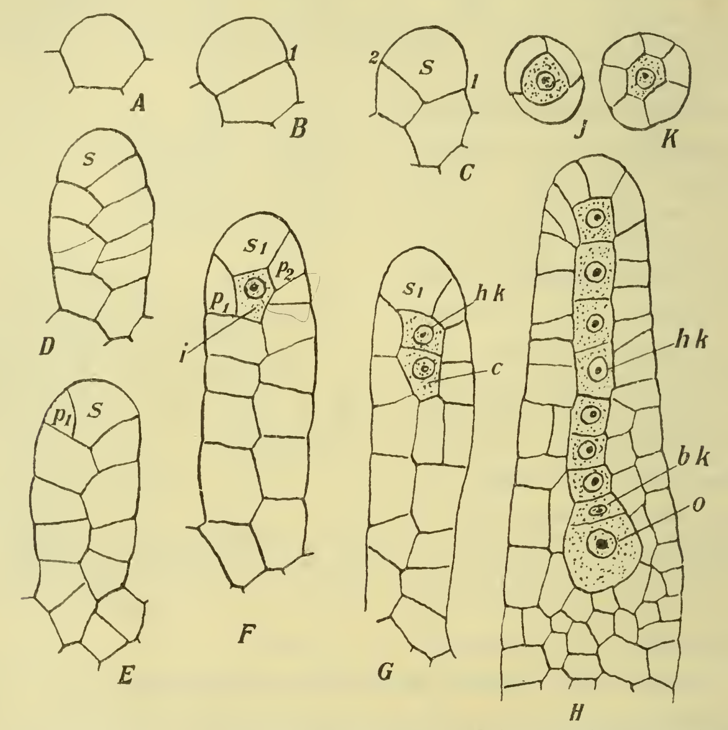


Fig. 13. Entwicklung des Laubmoos-Archegoniums (*Mnium cuspidatum*). *A* Einzellige Anlage. *B*, *C* Bildung der zweischneidigen Scheitelzelle *s* durch die Wände 1 und 2. *D* Aufbau der Stielanlage aus dieser Scheitelzelle *s*. *E*, *F* Die zweiseitige Scheitelzelle *s* wird durch Abteilung der peripherischen Zellen p_1 p_2 und der Innenzelle *i* zu einer dreischneidigen, unten abgestutzten Scheitelzelle s_1. *G* Die Innenzelle quergeteilt in die Zentralzelle *c*, die später in die Eizelle und die Bauchkanalzelle zerlegt wird und in die Halskanalzelle *hk*. *H* Späteres Stadium mit Eizelle *o*, Bauchkanalzelle *bk*, 7 Halskanalzellen, von denen die obersten von der Scheitelzelle abgeschnitten zu sein scheinen. *J*, *K* Querschnitte zu *F* und *G*. $^{465}/_{1}$. Nach Holferty, Bot. Gazette Bd. 37, 1904. Taf. V.

querteilt. Die Zentralzelle liefert wie überall die Eizelle *o* und die Bauchkanalzelle *bk*.

Vergleichen wir die Entwicklung des Archegoniums der Moose mit der des Antheridiums, insbesondere die Querschnittsbilder in Fig. 11 *B*,

13 *J*, *K*, mit Fig. 5 *E*, 6 *F*, so ergibt sich die von K. GOEBEL[1]) festgestellte interessante Tatsache, daß das Moosarchegonium einem halben Moosantheridium entspricht oder einem solchen, dessen eine Längshälfte sich nicht fertil ausbildet.

Das Archegonium der Pteridophyten[2]) ist mit seinem Bauchteil in das Prothallium eingesenkt und ragt mit seinem Halsteil meist nur wenig hervor. Die Halskanalzellen, die bei *Lycopodium* noch in größerer Zahl auftreten können, erscheinen meist auf eine einzige reduziert. Die Entwicklung [Fig. 14] erfolgt durch Querteilung einer oberflächlichen Zelle in eine basale Zelle *b*, die die Basis der Wandung liefert, in eine äußere Zelle, die durch Kreuzteilung den aus 4 Zellreihen bestehenden Hals *h* aufbaut und in eine Innenzelle *i*, die zunächst in die Halskanalzelle *hk* oder falls mehrere Halskanalzellen gebildet werden, in deren Mutterzelle, und in die Zentralzelle *c* zerlegt wird. Aus der Zentralzelle *c* entsteht die Eizelle *o* und die Bauchkanalzelle *bk*. Wie bei dem Antheridium der Farnpflanzen der spermatogene Zellkomplex, so nehmen in ihrem Archegonium die Eizelle und die sämtlichen Kanalzellen ihren Ursprung aus einer einzigen Mutterzelle. Die Zellteilungsfolge im jungen Archegonium der Farne nähert sich derjenigen der meisten Lebermoose mit Ausnahme von *Anthoceros*,

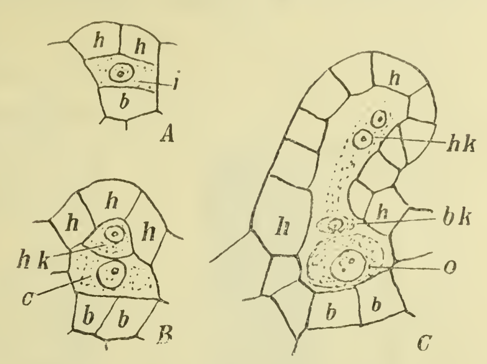


Fig. 14. Entwicklung des Farn-Archegoniums (*Onoclea struthiopteris*). Längsschnitte. $^{430}/_{1}$. Nach D. CAMPBELL S. 317.

während bei den Laubmoosen der Aufbau der Sexualorgane entschieden die bedeutendste Komplikation erfahren hat und sich am weitesten von den primitiven Typen entfernt. Wenn auch die Entwicklung der Antheridien und Archegonien in den einzelnen Gruppen der Archegoniaten verschiedene Richtungen eingeschlagen hat und so für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen manche Anhaltspunkte bietet, so darf ihre Bedeutung andererseits nicht überschätzt werden, denn bei dem embryonalen und gleichartigen Charakter sämtlicher Zellen der Anlage eines Antheridiums oder Archegoniums ist kein wesentlicher Unterschied darin zu erkennen, ob z. B. die Halskanalzellenanlage von derselben Zelle abgeteilt wird wie die Zentralzelle [Fig. 11, *C D*] oder von einer Schwesterzelle der Zentralzelle [Fig. 12, *B C*] oder ob die Kanalzellen zum Teil nach ersterem Modus und zum Teil von einer Scheitelzelle gebildet werden [Fig. 13, *G H*].

1) K. GOEBEL, Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. 90, S. 299.

2) K. GOEBEL, Organographie S. 396.

III. Vergleich der Sporenmutterzellen der Archegoniaten mit den unilokulären Sporangien der Braunalgen.

Während die Antheridien und Archegonien sich unschwer auf die plurilokulären Gametangien zurückführen lassen, treten dagegen vergleichbare Strukturen bei der ungeschlechtlichen Sporenbildung der Braunalgen und Archegoniaten nicht so offen zu Tage.

Die ungeschlechtlichen Schwärmsporen der Phaeosporeen[1]) werden in unilokulären Sporangien [Fig. 15] erzeugt, die aus je einer Zelle hervorgehen und bei fadenförmigen Vertretern im Fadenverband liegen oder als kurze Seitenzweige hervorsprossen, bei aus Geweben sich aufbauenden in der peripherischen Rindenschicht entstehen und meist über die Oberfläche sich erheben. Ihr anfangs einkerniges Plasma teilt sich in eine größere

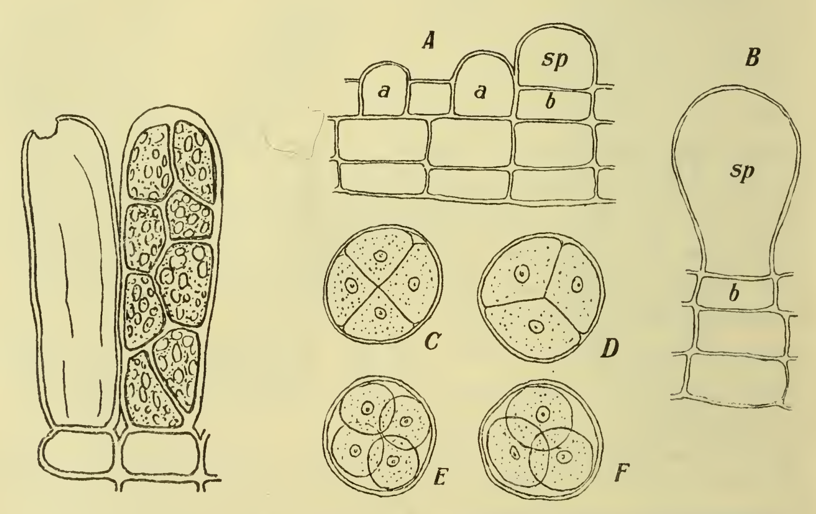


Fig. 15. Unilokuläre Sporangien von *Aglaozonia*. Links entleert, rechts mit Sporen. Aus Oltmanns, Morph. u. Biol. d. Algen I. S. 463.

Fig. 16. Tetrasporangium der Dictyotaceen (*Padina Pavonia*). *A* Entwicklung aus oberflächlichen Zellen *a*, die sich in die Sporangiumzelle *sp* und die Basalzelle *b* teilen. *B* Reifes Sporangium. *C—F* Bildung der Tetrasporen, von oben gesehen. $^{290}/_1$. Nach Reinke, Nova Acta XL. 1878, tab. III.

Anzahl von polygonal abgeplatteten Tochterzellen; dann zerreißt oder verquillt die Membran oder sie öffnet sich an der Spitze und die nackten Zellen schlüpfen als Schwärmsporen aus.

Bei den Dictyotaceen[2]) erscheinen die Sporangien in einer besonderen

1) F. Oltmanns, Morph. u. Biol. d. Algen I. S. 462.

2) Vgl. F. Oltmanns l. c. S. 485 und die auf S. 4 zitierten Arbeiten von Reinke, Mottier, Williams.

Form. Sie erzeugen hier nur 4 (bei *Zonaria* 8) Tochterzellen, die als nackte, kugelige, cilienlose Aplanosporen aus einem Riß der Sporangienmembran austreten. Diese »Tetrasporangien« (Fig. 16) entstehen aus sich vorwölbenden Rindenzellen, von denen zunächst eine inhaltsarme, im Zusammenhang mit der Rinde verbleibende Basalzelle *b* abgeteilt wird. Bei *Dictyota* stehen sie getrennt von einander auf den Thallusflächen, bei *Padina* dagegen dicht neben einander in zusammenhängenden Sori neben den Haarleisten der Thallusunterseite. Die Teilung der Sporangiumzelle in Tetrasporen erfolgt nach MOTTIER und WILLIAMS genau in gleicher Weise wie diejenige der Sporenmutterzelle der Archegoniaten und Phanerogamen. Bei dem ersten Teilungsschritt vollzieht sich die Reduktion der Chromosomenzahl von 32 auf 16 [1]).

Die Übereinstimmung von Tetrasporangium und Sporenmutterzelle gibt mir Veranlassung, beide einander homolog zu setzen. Allerdings entstehen die Sporenmutterzellen der Moose und Farne endogen, allein wir kennen unter den Lebermoosen auch einen Fall von endogener Entstehung der Antheridien, nämlich bei *Anthoceros*, ohne daß wir ihre Homologie mit den Antheridien der übrigen Moose bestreiten. Ökologisch läßt sich die endogene Anlage der Tetrasporangien bei den Archegoniaten als eine Anpassung an terrestrische Lebensweise verstehen. Von einer oder mehreren Zellschichten nach außen hin bedeckt, finden sie den nötigen Schutz für ihre Entwicklung. Die Sporen bleiben nicht nackt, sondern umgeben sich mit besonderen Häuten, während die Membran des Tetrasporangiums selbst zugrunde geht. Behäutung der Sporen tritt bei allen in der Luft zur Verbreitung gelangenden Cryptogamensporen ein, so z. B. bei den Mucorineen im Gegensatz zu den wasserbewohnenden Saprolegnieen.

Die Sporenmutterzellen der Moose und Farne kennzeichnen sich als selbständige Gebilde besonders noch dadurch, daß sie sich vor dem ersten Teilungsschritt aus dem Gewebeverband lösen und abrunden. Die zusammenhängenden Schichten oder Komplexe, in denen sie angeordnet sind, erinnern an die Sori, z. B. von Padina; ich betrachte sie daher als endogen angelegte Sori von Sporangien und aus dieser Erwägung ergibt sich, daß weder die Mooskapseln noch die sog. Farnsporangien

---

1) E. STRASBURGER (Zur Frage des Generationswechsels der Phaeophyceen, Bot. Ztg. 1906, S. 3) betrachtet daher das Tetrasporangium als ein Novum, er könne es nicht von dem Sporangium der Phaeosporeen ableiten. Die Verlegung der Reduktionsteilung in das Tetrasporangium scheint mir indessen keinen Grund gegen die von OLTMANNS (l. c. S. 488) angenommene Ableitung dieses Organs von dem unilokulären Sporangium abzugeben; die Reduktionsteilung setzt bei den Thallophyten nicht überall an derselben Stelle ein, meist wohl bei der Keimung der Zygoten oder Oosporen (*Spirogyra*, *Coleochaete*), andererseits auch in den Sexualorganen vor der Bildung der Sexualzellen (*Fucus*).

mit den einzelnen Sporangien der Thallophyten verglichen werden können, sondern daß die ersteren nur den oberen, besonders ausgebildeten, sporenerzeugenden Teil des Sporophyten, die letzteren dagegen besondere Ausgliederungen der Blätter, die der Sporangienbildung dienen, vorstellen.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporenmutterzellen zeigt je nach den Hauptgruppen der Moose und Farne gewisse Verschiedenheiten; die Zellteilungsfolge, die zu ihrer endogenen Bildung führt, hat nach mehreren Richtungen hin neue Wege eingeschlagen, aber wie bei den Antheridien und Archegonien lassen sich auch hier Typen erkennen, die noch einen engeren Anschluß an das Verhalten der Braunalgen verraten.

In erster Linie sind hier die Anthocerotaceen[1]) zu nennen, die in Rücksicht auf die Beschaffenheit ihrer Sporogone zu den primitivsten Bryophyten gehören dürften (Fig. 17). Die befruchtete Eizelle teilt sich zuerst durch 2 senkrechte Längswände, dann durch Querwände zu einem aus 3 Stockwerken von je 4 Zellen bestehenden Embryo (*A B*), die beiden unteren Stockwerke liefern den mehrzelligen, als Saugorgan fungierenden Fuß des Sporogons (*D*). In der obersten Quadrantenetage wird durch perikline Wände sodann die Anlage der Columella (*C*, *D*, *c*) abgetrennt, die als ein steriler Zellenstrang die Achse des Sporogons einnimmt. Aus der die Anlage der Columella umgebenden peripherischen Zellschicht (*C*, *p*) gehen weiterhin durch perikline Teilungen die Anlage der Sporenmutterzellschicht oder das Archespor (*D*, *ar*), und die Anlage der Wandung *w* hervor. Im erwachsenen Sporogon besteht die chlorophyllhaltige Wandung aus einer spaltöffnungsführenden Oberhaut und einem mehrschichtigen Parenchym. Das Archespor umzieht als eine anfangs einschichtige, später zweischichtige, bei *Megaceros* und *Notothylas* sogar vierschichtig gewordene Zellschicht kuppelförmig die zentrale Columella; es liefert Sporenmutterzellen und

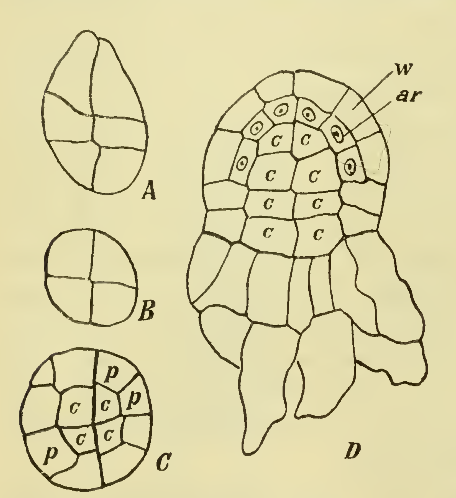


Fig. 17. Sporogonentwicklung von *Anthoceros Pearsoni*. *A*, *D* Längsschnitte; *B*, *C* Querschnitte. Erklärung im Text. 300/1. Nach D. Campbell S. 156.

1) K. Goebel, Organographie S. 328.
D. Campbell, Mosses and ferns S. 120 und Annals of botany Bd. 21, 1907, S. 467; Bd. 22, 1908, S. 91.
Lang, Annals of botany Bd. 21, 1907, S. 201.
Mottier, Annals of botany Bd. 8, 1894.

zwischen diesen sterile Elaterenzellen. Unter allen Moosen zeichnen sich die Anthocerotaceen durch ein längere Zeit andauerndes Längenwachstum ihres Sporogons aus. Nach der ersten Differenzierung der wichtigsten Teile (*D*) fungieren die Zellen oberhalb des Fußes als ein Meristem, durch dessen Teilungen die Kapselwand, die Archesporschicht und die Columella Zuwachs erfahren, so daß schließlich das fertige Gebilde lang zylindrische Gestalt bekommt und in seinem oberen Teile bereits Sporen ausbildet, während seine Basis noch im Wachstum begriffen ist.

Vergleichen wir nun die erste Anlage der Sporenmutterzellenschicht (Fig. 17 *D*) mit der Anlage der Tetrasporangien der Dictyotaceen (Fig. 16 *A*), so ergibt sich als Unterschied, daß die peripherischen Zellen die Sporangienanlagen in Form einer zusammenhängenden Schicht oder eines Sorus bei *Anthoceros* nach innen, bei *Padina* dagegen nach außen abscheiden. Bei *Anthoceros* erscheint ferner noch die nachträgliche Teilung des Archespors in 2 Lagen von Sporenmutterzellen beachtenswert, wozu übrigens zu bemerken ist, daß auch bei manchen Braunalgen die Stielzelle eines Sporangiums nach dessen Entleerung sich vorwölbt, um ein neues Sporangium abzuteilen, und daß dieser Vorgang sich mehrmals wiederholen kann. Der Übergang aus einer einfachen endogenen Sporenmutterzellenschicht in einen vielzelligen Komplex, wie wir ihn bei den übrigen Lebermoosen (Fig. 18) antreffen und wie er auch in den Sporenbehältern der Pteridophyten allgemein in die Erscheinung tritt, ist also eigentlich nichts prinzipiell Neues. Wenn einmal die Anlage der Tetrasporangien eine endogene geworden ist, so ist damit auch die Möglichkeit zu einer Entwicklung von größeren kompakten Gruppen dieser Gebilde gegeben, die dann schließlich das ganze Innere der Lebermooskapsel oder des Farnsporenbehälters in Anspruch nehmen können.

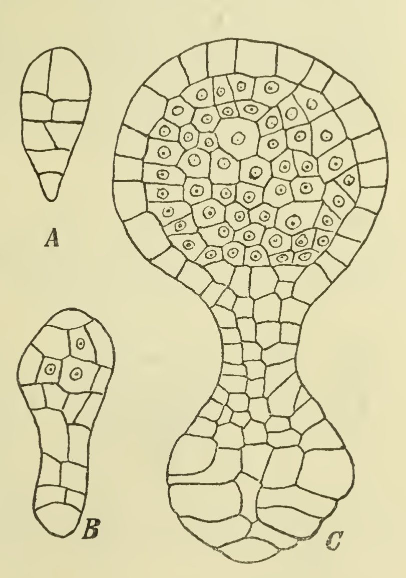


Fig. 18. Sporogonentwicklung der Jungermanniaceen-Gattung *Sphaerocarpus*. Längsschnitte. $^{260}/_{1}$. Nach D. Campbell S. 79.

Bei den Anthocerotaceen bleibt ein zentraler Strang von vegetativem Gewebe, die Columella, bestehen[1]). Das wiederholt sich auch bei den Laubmoosen, die in Bezug auf die Sporogonentwicklung sich mehr an

1) Auf Grund meiner Ausführungen halte ich die Annahme von K. Goebel (Organographie S. 328), daß ursprünglich die Columellazellen fertil gewesen seien, nicht für zwingend; höchstens wird man für die Elaterenzellen von einer Sterilisation ursprünglich zur Sporenproduktion bestimmter Zellen sprechen können.

Anthoceros als an die übrigen Lebermoose anschließen. Bei *Sphagnum* und *Andreaea* wird die Columella von dem Archespor kuppelförmig überwölbt, bei den *Bryinen* in Form eines Zylindermantels umgeben. Das Archespor wird bei *Andreaea* zweischichtig, bei *Sphagnum* vierschichtig, bei den *Bryinen* dagegen bleibt es primitiv einschichtig.

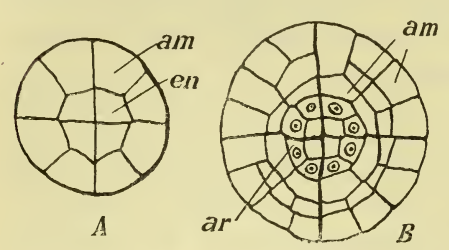


Fig. 19. *Funaria hygrometrica.* Junge Sporenkapsel im Querschnitt. *A* Die Oktanten durch perikline Wände in Amphithecium *am* und Endothecium *en* geteilt. *B* Das Archespor *ar* durch perikline Teilung der Endotheciumanlage gebildet. $^{450}/_{1}$. Nach D. Campbell S. 205.

Die Zellteilungen, die schließlich zur Bildung dieses Archespors führen, vollziehen sich bei den *Bryinen* (Fig. 19) anders als bei *Anthoceros.* Die junge Kapsel zeigt auf dem Querschnitt nach der ersten periklinen Teilung 4 innere Zellen, die Anlage des Endotheciums und 8 peripherische Zellen, die Anlage des Amphitheciums. Letzteres liefert im Gegensatz zu *Anthoceros* nur die mehrschichtige Wandung, ersteres teilt sich periklin und gibt so die Anlage des Archespors *ar* und die Anlage der zentralen Columella. So ist also hier die Anlage des Archespors in größere Tiefe gerückt. Bei *Andreaea* entsteht sie ebenfalls aus dem Endothecium, bei *Sphagnum* aber aus dem Amphithecium.

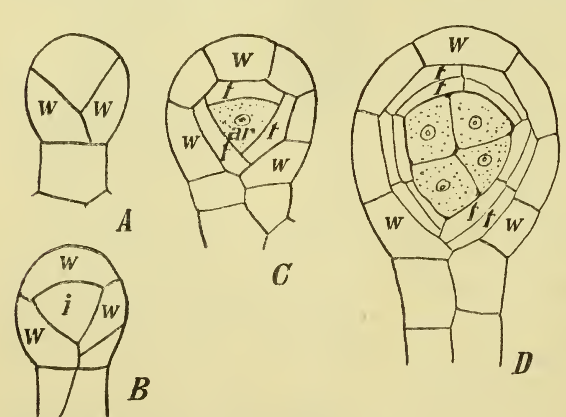


Fig. 20. *Aspidium filix mas.* Entwicklung des Sporenbehälters. Erklärung im Text. Nach C. Müller, L. Kny, Botan. Wandtafeln 9. Lief., 1895.

Zum Vergleich sei noch die Entwicklungsgeschichte eines Farnsporenbehälters herangezogen. Als Beispiel diene *Aspidium filix mas* (Fig. 20). In der Anlage des Organs werden zunächst die Wandzellen *w* von der Innenzelle *i* abgeschieden (*A*, *B*), darauf aus der Innenzelle *i* durch tangentiale Teilungen die Anlage der Tapetenschichten *t* von der zentralen Archesporzelle *ar* (*C*) abgegrenzt. Letztere liefert ausschließlich den Komplex der Sporenmutterzelle (*D*); die Tapetenzellen werden später aufgelöst und ihr Plasma dient der Ernährung der Sporen. Es fehlt an Anhaltspunkten zur Entscheidung, ob die Tapetenzellen noch zum sporenbildenden Komplex mitzurechnen sind.

IV. Vergleich des Gametophyten der Archegoniaten mit dem Thallus der Braunalgen.

Überblicken wir die Formen des Gametophyten der niederen Lebermoose, so fällt uns ihre große Ähnlichkeit mit dem Thallus mancher Braunalgen sofort ins Auge. Dem bandförmigen, dichotom gegabelten Thallus z. B. von *Dictyota* können wir den Gametophyten von *Riccia*, *Marchantia*, *Metzgeria* u. a. an die Seite stellen, während unter den Grünalgen keinerlei Gattungen auch nur annähernd solche Pflanzenformen aufweisen. Die eigenartigen Luftkammern im Thallus von *Marchantia* und Verwandten, die nach neueren Untersuchungen von Barnes und Land[1]) als Interzellularräume angelegt werden, finden sich auch bei den Riccien, fehlen aber den anakrogynen Jungermanniaceen und können als Strukturen, die mit der terrestrischen Lebensweise erworben wurden, aufgefaßt werden. *Marchantia* und *Riccia* wachsen mittels Scheitelkanten, *Metzgeria* mittels Scheitelzellen; beides wiederholt sich auch bei Dictyotaceen, von denen *Padina*

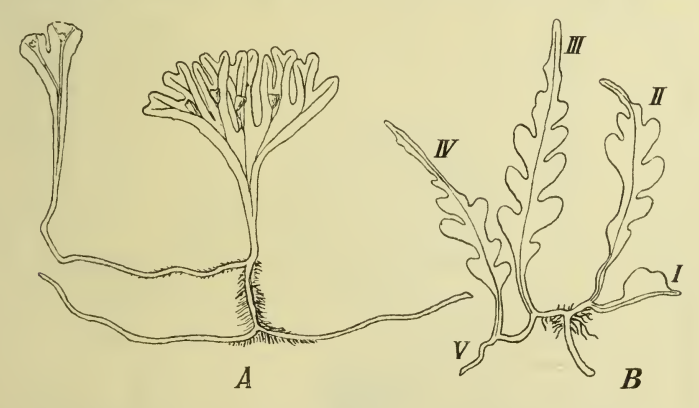


Fig. 21. Lebermoose mit Gliederung in Rhizome und blattartige Thallussprosse. *A Symphyogyne* spec. (Venezuela) $^2/_1$. *B Symphyogyne sinuata* (Martinique) $^3/_1$. Aus Goebel, Organographie S. 251 u. 250.

und *Taonia* ersteres, *Dictyota* dagegen letzteres Verhalten aufweist. Trotz mancher Neubildungen, wie Ventralschuppen, Receptacula, Hüllen der Sexualorgane, steht der Lebermoosthallus in seiner morphologischen Gliederung auf keiner höheren Stufe als der Braunalgenthallus. Selbst solche Gattungen wie *Blyttia*, *Symphyogyne* und *Hymenophytum* (Fig. 21), die nach Goebels Darstellung[2]) eine Gliederung in rhizomartige sympodiale Achsen und in aufrechte blattartige, am Rande eingeschnittene oder gabelig verzweigte, assimilierende Sprosse aufweisen, finden ihre entsprechenden Gegenstücke unter den Braunalgen; es sei erinnert an *Dictyota* und *Padina*

---

1) Barnes and Land, Botan. Gazette Bd. 44, 1907, S. 197.

2) K. Goebel, Organographie S. 250.

(Fig. 22) mit ihren rhizomartigen Rundsprossen, die an ihren Enden in die bandförmigen, gegabelten oder fächerförmigen Flachsprosse übergehen, an *Haliseris* (Fig. 22, *c*), endlich auch an die mediterrane *Laminaria Rodriguezii* (Fig. 22, *A*), deren Thallusstiel aus seiner Basis Ausläufer entsendet.

Von den thallösen Lebermoosen leiten Formen wie *Blasia pusilla* mit ihrem in seitliche blattartige Zipfel eingeschnittenen Thallus zu den Formen der zweizeilig beblätterten Jungermanniaceen; bei den Calobryaceen unter den Lebermoosen und bei allen typischen Laubmoosen endlich ist die höchste Stufe dieser fortschreitenden Formenbildung, das radiär gebaute und beblätterte Moosstämmchen erreicht, das im Kleinen eine analoge

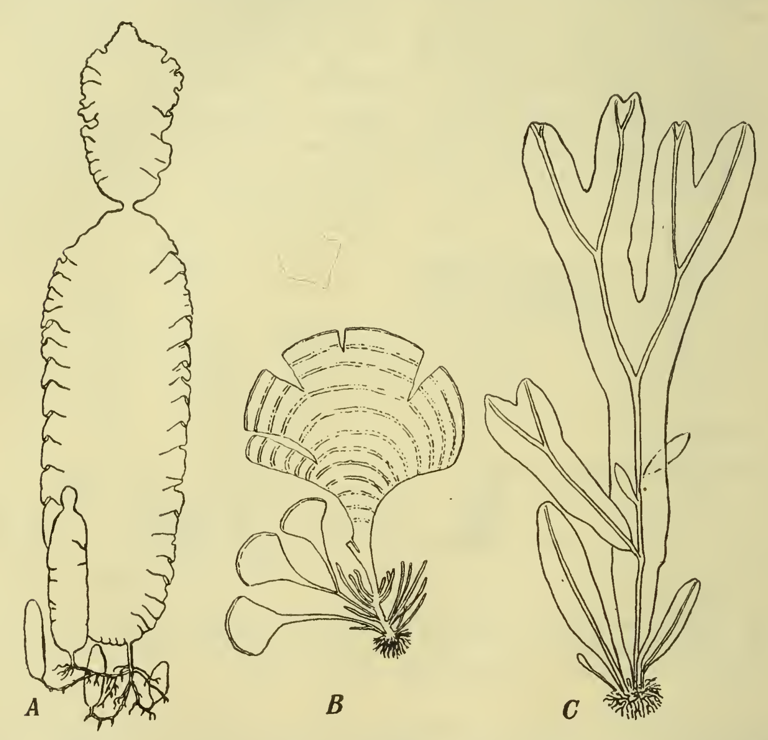


Fig. 22. Braunalgen. *A Laminaria Rodriguezii*, nach Bornet. *B Padina Pavonia*, nach Oltmanns. *C Haliseris polypodioides*, nach Oltmanns. Aus Oltmanns Morphologie und Biologie der Algen.

Gliederung wie der Gefäßpflanzensproß aufweist. Es kann keinem Zweifel unterliegen und ist auch schon öfters hervorgehoben worden, daß Moosblatt und Farnblatt keine homologen Bildungen vorstellen. Ein Laubmoossproß entspricht, phylogenetisch betrachtet, einem assimilierenden Thallussproß beispielsweise von *Symphyogyne* oder von *Haliseris*, ein Moosblatt also nur einem seitlichen Thalluszipfel. Aus diesem Grunde sollte der Ausdruck Cormus für das Moospflänzchen nicht mehr in Anwendung kommen.

Selbst die radiär gebauten Laubmoossprosse erheben sich in ihrer morphologischen Gliederung nicht über die höchst stehenden Braunalgen; *Sargassum* zeigt eher noch kunstvolleren Aufbau.

Der Gametophyt der Pteridophyten, das Prothallium, verbleibt in bezug auf seine Gliederung in dem Rahmen der thallösen Lebermoose. Die meisten Farnprothallien stellen dorsiventrale, häufig herzförmig gestaltete, mitunter auch lappig verzweigte Thalli vor, die im Vergleich zu den Marchantien rückgebildet erscheinen. Mit Recht sieht K. Goebel [1]) die Ursache für diese Rückbildung in der Verlegung des Auftretens der Sexualorgane in einen frühen Zeitpunkt der Prothalliumentwicklung; er erwähnt *Osmunda*, deren Prothallium bei ausbleibender Embryobildung sich zu einem bandförmigen, manchen Lebermoosen täuschend ähnlichen Thallus von über 4 cm, mit Gewebepolster in seiner Mittellinie und von mehrjähriger Lebensdauer heranwächst. Im allgemeinen dürfen wir also sagen, daß die Gametophyten der Farne auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen geblieben sind und sich nicht zu reicher gegliederten Pflanzen weiterentwickeln, weil sie mit der Erzeugung der Sexualorgane ihr vegetatives Wachstum abschließen, mit anderen Worten, daß sie modifizierte Jugendformen vorstellen, während andererseits die Farnsporophyten höhere Gliederung erreichen. Wir wissen nicht, ob die uns unbekannten Ahnformen der Farnpflanzen unter den Algen bereits heteromorphe Generationen besaßen. Aber auch wenn sie homomorph wie bei *Dictyota* waren, konnte doch an den ersten Farnen als Folge terrestrischer Lebensweise mit einem Sprunge eine Ungleichheit der beiden Generationen sich einstellen.

Am weitesten ist die sekundäre Rückbildung der Prothallien bei den heterosporen Filicinen und Lycopodinen vorgeschritten. Andererseits besitzt *Equisetum* etwas reicher gegliederte Prothallien als die meisten Farne; denn sie entwickeln auf ihrer Schattenseite einen Gewebekörper mit Meristem, aus welchem neue, sich gabelnde Lappen gebildet werden. Besonderes Interesse bieten uns die recht verschieden gestalteten halb- oder ganzsaprophytischen Prothallien von *Lycopodium* und *Ophioglossaceen*. Ähnlich gestaltete Thalli mit gleichem Verhalten sind weder unter den Lebermoosen vertreten, noch haben sie entsprechende Vorbilder unter den Braunalgen. Wir dürfen wohl annehmen, daß diese Saprophyten sekundär entstandene Formen vorstellen, während die auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Farn- und Schachtelhalmgametophyten ebenso wie die niederen Lebermoose noch ganz in den Formenkreis des Braunalgenthallus fallen.

Aus obiger Betrachtung ergibt sich keine Anknüpfung des Prothalliums an Grünalgen. Auch das Protonema der Laubmoose kann für die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen der Archegoniaten mit grünen Fadenalgen keine Bedeutung haben. Das Protonema ist ein Jugend- oder

1) K. Goebel, Organographie S. 412.

Keimungsstadium des Gametophyten. Bei den Lebermoosen kommt es in der Regel nicht zu einer größeren Entwicklung eines solchen Jugendstadiums, sondern der aus der Spore heraustretende Keimschlauch bleibt kurz und geht bald an seiner Spitze zur Anlage des Thallus über. Bei den meisten Laubmoosen dagegen wächst der Keimschlauch zu einem verzweigten, der vegetativen Vermehrung dienenden Fadensystem heran, an dessen Auszweigungen erst die Knospen der Moospflänzchen entstehen. Bei den Characeen treffen wir ebenfalls einen fadenförmigen, mehrzelligen Vorkeim und auch bei manchen Braunalgen gehen der Bildung der Thallussprosse solche Keimungsstadien voraus. Bei den Farnen dagegen bleibt der Vorkeim meist sehr kurz, oder entwickelt sich zu einem weniggliedrigen Zellfaden[1]), dessen Endzelle das eigentliche Prothallium liefert. Ein dem Protonema der Laubmoose entsprechender Vorkeim zeichnet nur die Farngattung *Trichomanes* aus[2]); die Antheridien gehen an ihm aus Fadenzellen hervor, die Archegonien aber stehen auf kleinen Zellkörpern oder Zellflächen; der Vorkeim hat also hier auf Kosten des unentwickelt bleibenden eigentlichen Prothalliums eine reichere Ausbildung erfahren. Ein Gegenstück zu *Trichomanes* liefern uns die Lebermoose in *Cephalozia ephemeroides*[3]) des äquatorialen Südamerikas, deren laubmoosartiges Protonema kleine beblätterte Sexualsprosse bildet. Diese fädigen Vorkeime berechtigen uns aber keineswegs, *Trichomanes* an den Beginn der Farnreihe oder *Cephalozia* an den Beginn der Lebermoose zu stellen. Ebensowenig brauchen wir *Buxbaumia*, dessen Gametophyt nach Goebels Darstellung[4]) einen auf niedrigem Entwicklungsgrad stehen gebliebenen Typus vorstellt, als ein archaisches Laubmoos anzusehen. Diese Gattungen mögen allerdings alte Typen sein, die sich frühzeitig von den ersten Moosen und Farnen abzweigten, aber ich halte es für unwahrscheinlich, daß ihre Gametophyten primitive Formen beibehalten haben.

Setzen wir den Fall, Moose und Farne seien aus Thallophyten vom Charakter der Braunalgen hervorgegangen, und suchen wir eine Vorstellung zu gewinnen, wie dieser Übergang sich vollzogen haben mag.

Viele Braunalgen leben in der Brandungszone der Küsten und liegen zur Ebbezeit bloß. Von einer solchen semiaquatischen Lebensweise kann der Sprung zu einer terrestrischen, genügende Plastizität der Alge vorausgesetzt, nicht allzu schwierig gewesen sein. Sporen konnten bei Hochwasser an zerklüfteten Küstenfelsen in Nischen und Vertiefungen des Gesteins oder an flacher Küste auf landeinwärts gelegenen Schlammboden gelangen und dort auf feuchtem Substrat keimen. Die aus ihnen hervorgehenden Gametophyten wuchsen zu zwergigen Landformen heran, die

1) z. B. bei *Vittaria*; vgl. K. Goebel, Organographie S. 418.
2) K. Goebel, Flora 1892, Bd. 76 und Organographie S. 419.
3) K. Goebel, Flora 1893, Bd. 77, S. 83.
4) K. Goebel, Flora 1892, Bd. 76. S. 102.

Thalluslappen wurden kürzer ausgebildet als unter Wasser, ihre anatomische Struktur paßte sich den neuen Lebensbedingungen bis zu einem gewissen Grade an. Wenn wir bei amphibischen Phanerogamen sehen, wie auffallend und oft unvermittelt die äußere Form und innere Struktur der Pflanze beim Übergang von submerser zu terrestrischer Lebensweise oder umgekehrt sich ändert, so muß auch für niedere Pflanzen solche Plastizität zum Vorschein kommen können. Die an der Luft lebenden Chroolepidaceen beweisen uns, daß die Grünalgen wenigstens zu solchen Leistungen befähigt sind.

Die besonderen Strukturen, die die Sexualorgane der Archegoniaten den Braunalgen gegenüber auszeichnen, wie schützende Wandschicht, Öffnungskappen, schleimliefernde Kanalzellen, können als Anpassungen an das neue Medium betrachtet werden. Erhöhten Schutz erhalten diese Organe durch Versenkung in Gruben des Thallus, durch endogene oder halbendogene Anlage oder durch Umhüllungen mit Blättchen. Die Eizellen bleiben im Archegoniumbauch eingeschlossen; die Befruchtung aber erfolgt bei Benetzung, also wie bei den Algen noch im Wasser.

Ein Vegetationskörper, der aus ziemlich gleichartigen lebenden Zellen sich aufbaut, kann wohl im Medium des Wassers und zwar auch nur in dem nährstoffreichen Meereswasser riesige Dimensionen erlangen, zum Landleben ist er aber nur befähigt, wenn er klein bleibt. Manche Lebermoose haben sich der Lebensweise auf trockenem Boden zwar in ihrer anatomischen Struktur angepaßt, aber diese xerophilen Vertreter sind noch zwergiger als die hygrophilen Formen, die die größten Dimensionen unter den Moosen erreichen. Dem Gametophyten der Moose und Farne fehlt eben die Fähigkeit der Bildung von Tracheiden und Gefäßen, denen die wasserleitenden Elemente in den Leitbündeln mancher Moose nicht gleichwertig an die Seite gestellt werden können. Erst mit dem Auftreten echter Gefäßbündel erhoben sich die Landpflanzen zu vollkommeneren und größeren Gestalten. So beherrscht den Gametophyten der Moose und Farne ein Nanismus, welcher durch dessen einfache innere Struktur bedingt ist.

In den vorgetragenen Erörterungen nahmen wir den Ausgang von Sporen. Ebenso wie die Sporen konnten aber von einer Alge mit Generationswechsel auch die Oosporen an Land geraten und diese würden dann Sporophyten ergeben haben, die schließlich Tetrasporen bildeten. Es fehlen sichere Anhaltspunkte, um zu entscheiden, ob auch dieser Weg der Weiterentwicklung eingeschlagen worden ist. Unter den Moosen könnte höchstens Anthoceros mit seinem selbständig assimilierenden Sporophyten hier in Betracht kommen. Für die Entstehung der ersten Farnpflanzen sind beide Entwicklungswege, also entweder aus Sporen oder aus befruchteten Eizellen denkbar, beide würden zu demselben Resultat führen.

V. Vergleich des Sporophyten der Archegoniaten mit dem Thallus der Braunalgen.

Der Gametophyt der Archegoniaten im Vergleich zu den Braunalgen bietet uns morphologisch nichts wesentlich Neues und nur in seinen reduzierten Formen bei den heterosporen Pteridophyten und in den saprophytischen Prothallien der Lycopodiaceen und Ophioglossaceen hat er eigenartige Bahnen der Entwicklung eingeschlagen. Neuartig dagegen erscheint der Sporophyt und zwar bei den Moosen in einer wesentlich anderen Ausbildung als bei den Farnpflanzen. Gerade in der Beschaffenheit des Sporophyten liegen die wichtigsten Unterschiede gegenüber den Thallophyten. Mit einem Sprunge erscheinen an ihm neue Charaktere; Anklänge an die Gestaltungen der Algen lassen sich aber auch an ihm noch erkennen und das Neuartige kann auf den Einfluß der besonderen Entwicklungsbedingungen der befruchteten Eizelle und der Keimlinge, zum größten Teile wenigstens, zurückgeführt werden.

Die Eizellen der Archegoniaten werden nicht wie bei den Braunalgen nach außen entleert, sondern verbleiben auch nach der Befruchtung im Archegoniumbauch und entwickeln sich zu einem mehrzelligen Embryo, dessen Ernährung von dem Gametophyten übernommen wird.

Betrachten wir zunächst den Moossporophyten. Der kugelige, ovale oder keulenförmige Gewebekörper des Embryos gliedert sich an seiner Basis in ein Saugorgan, den Fuß, der seiner Form nach an die Hapteren der Braunalgen erinnert; in seinem oberen Teile erfährt er keine Weiterentwicklung zu einem assimilierenden Flächenorgan, auch keine Aussprossungen von blattartigen Gebilden, sondern das junge aus ihm hervorgehende Sporogon bleibt radiär, geht frühzeitig zur Anlage von ungeschlechtlichen Sporen über und schließt damit seine Entwicklung ab. Das junge Moossporogon ist somit vergleichbar einem noch ungegliederten Keimling eines vielzelligen Algenthallus (Fig. 23)[1]).

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, würden die Anthocerotaceen und nächst ihnen die Laubmoose in der Entwicklung ihrer Sporogone noch am meisten ursprünglichen Charakter tragen, — wenn wir absehen

---

1) H. Hallier (Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle etc. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. Bd. 19, S. 62, 64 u. 67) betrachtet den Moossporophyten entstanden durch parasitäre Rückbildung aus einer selbständigen, der Geschlechtspflanze vegetativ gleichartigen Sporengeneration; die Mooskapsel vergleicht er ferner einem einzigen Sporangium der Gefäßkryptogamen. Die Vorfahren der Archegoniaten sollen nach seiner Meinung dichotom verzweigte Thallophyten ohne Generationswechsel mit geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen auf einer und derselben Generation gewesen sein. Diesen Annahmen kann ich nicht zustimmen.

von den sekundär erworbenen, der Sporenausstreuung dienenden, oft recht komplizierten Strukturen der fertigen Kapseln, — denn bei ihnen ist noch ein zentrales steriles Gewebe, die Columella, erhalten geblieben. Die weitestgehende Vereinfachung des Sporophyten zeigen uns die Riccien (Fig. 24), indem die Ausbildung eines Fußes und eines Stieles hier unterbleibt und die reife Kapsel innerhalb einer einschichtigen Wand nur Sporen enthält.

Ich schließe mich durchaus der von K. GOEBEL[1]), dem besten Kenner der Archegoniaten, vertretenen Ansicht an, daß die Moose eine nach oben blind endigende Gruppe vorstellen. Das Moossporogon kann nicht als

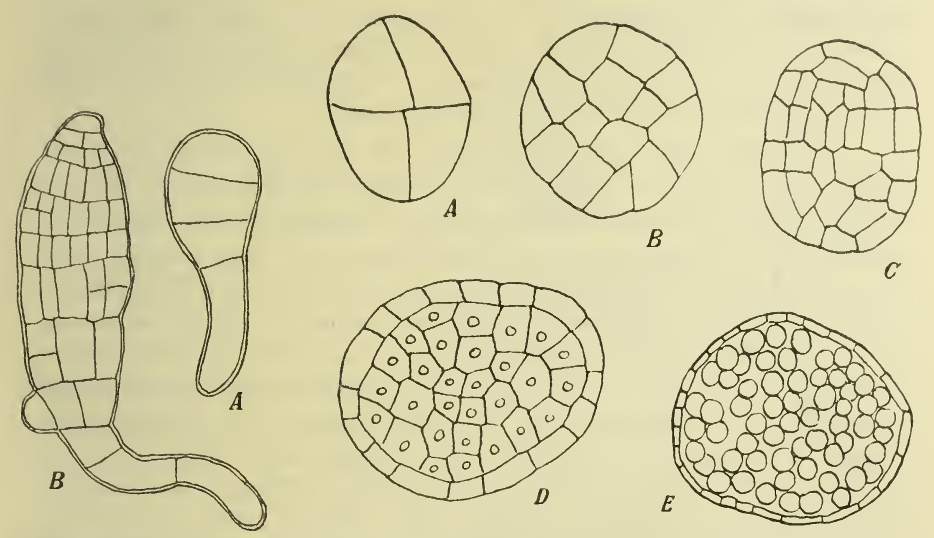


Fig. 23. *Dictyota dichotoma.* Aus befruchteten Eizellen hervorgegangene Keimlinge, $^{299}/_{1}$. Nach REINKE, Nova Acta XL. 1878, tab. II.

Fig. 24. *Ricciocarpus natans.* *A—D* Nach J. F. GARBER, Botan. Gazette, Bd. 37, 1904. *A* 4-zelliger Embryo in Quadranten geteilt, $^{500}/_{1}$. *B* Älterer Embryo. Quadranten noch deutlich zu erkennen, $^{500}/_{1}$. *C* Bildung des Amphitheciums fast vollendet, $^{500}/_{1}$. *D* Bildung des Amphitheciums vollendet, $^{500}/_{1}$. *E* Sporenmutterzellen losgelöst, $^{104}/_{1}$. Nach CHARLES J. CHAMBERLAIN, Methods in plant histology, 2 edition, S. 170, 1905.

Vorläufer der Farnpflanze betrachtet werden und es bleibt ein vergebliches Bemühen, seine besondere Gestaltung in Übereinstimmung mit den bei Gefäßpflanzen herrschenden Verhältnissen bringen zu wollen[2]).

1) K. GOEBEL, Flora 1892, Bd. 76, S. 92.

2) Eine phantasievolle Erklärung gibt uns J. VELENOVSKY (Vergl. Morphol. der Pflanzen I. 1905, S. 90): »Die Gewebe (des Sporogons der Laubmoose) sind identisch mit jenen des Phanerogamenblattes. Die verdickte Kapsel gleicht dann der flachen Blattspreite, die Säule der Mittelrippe des Blattes, das Stielchen des Sporogons dem Blattstiel. Hier sieht man also, daß aus der befruchteten Eizelle im Archegonium der Laubmoose das echte Blatt der Phanerogamen oder Farne sich gebildet hat.«

Die den Tetrasporangien der Dictyotaceen entsprechenden Sporenmutterzellen werden im Moossporogon endogen angelegt, wie bereits oben ausgeführt wurde (S. 17). Alle besonderen Sporenaussäungs- und Schutzvorrichtungen des reifen Sporogons, Öffnung mittels Klappen, Spalten oder mittels Ring und Deckel, Elateren, Peristom, Seta, Calyptra usw, das sind alles sekundär erworbene Strukturen und Anpassungen, wie solche in gleicher Mannigfaltigkeit auch an den Früchten der Angiospermen zur Ausbildung gelangt sind. Ein bedeutender phylogenetischer Wert kommt ihnen nicht zu.

So erklärt sich aus den neuen und andersartigen Entwicklungsbedingungen des Sporophyten der Moose und aus seiner terrestrischen Lebensweise die Eigenartigkeit seiner Ausbildung, während hingegen der Gametophyt die von den Thalluspflanzen ererbte Form wenigstens in den Anfangsgliedern der Moosreihe beibehalten konnte.

Viel weiter gehen die Umbildungen am Sporophyten der Farnpflanzen[1]. An ihm beginnen neue Reihen von Homologien, die sich bis zu den höchst stehenden Phanerogamen verfolgen lassen. Die scharfe Spaltung der Archegoniaten in 2 Hauptstämme oder wenn man für beide eine polyphyletische Entstehung anzunehmen vorzieht, in 2 Gruppen von Stämmen, erscheint sehr merkwürdig; es entzieht sich der Beurteilung, warum die Stammformen der Farnpflanzen sich durch eine weit größere Plastizität auszeichneten. Ihr Gametophyt erleidet eine fortschreitende Reduktion. Der Nanismus, der die ganze Mooswelt wie überhaupt alle zellularen Landpflanzen beherrscht, tritt an ihm noch stärker in die Erscheinung. Der Sporophyt aber, der in den ersten Stadien seiner Embryoentwicklung noch parasitisch ernährt wird, wächst bald zu einer autotrophen Landpflanze heran und gliedert sich in Wurzel, Stamm und Blatt[2]. Diese Gliederung findet indessen auch schon ihre Vorläufer bei Braunalgen.

1) Die folgenden Erörterungen beziehen sich auf die *Filices* als Hauptgruppe der Pteridophyten. Ob die Equisetinen und Lycopodinen auf denselben Stamm wie die Farne zurückgehen oder selbständige Stämme, die aus gemeinsamer Thallophytengruppe ihren Ursprung nehmen, vorstellen; ob dementsprechend die Gliederung der Lycopodiumsprosse in gabelige Stengel und schuppenförmige Blätter auf demselben Wege erreicht wurde wie die Gliederung der Farnsprosse, lasse ich dahingestellt sein.

2) H. Potonié (Naturw. Wochenschrift Bd. 6, 1907, S. 170) sucht die Farne von den Fucaceen abzuleiten und konstruiert folgende Entstehungsgeschichte des Generationswechsels: Er setzt die Farnprothallien homolog den sogen. Gametosomen, d. h. den Sexualorgane tragenden Endgliedern des Fucusthallus, während die Farnpflanze dem übrigen größeren sterilen Thallusstück eines Fucus gleichwertig sein soll. Es habe keine Schwierigkeiten »aus Gametosomen durch Einschaltung von Sporen getrennt lebende Gametophyten entstehend zu denken«. So einfach dürfte der Vorgang nun doch wohl nicht gewesen sein. Die Fucaceen stellen einen hochstehenden Seitenzweig der Braunalgen ohne Generationswechsel dar und gestatten daher keine direkte Anknüpfung an Moose oder Farne.

Es sei nochmals auf die bereits oben erwähnten Formen *Haliseris*, *Padina*, *Dictyota*, *Laminaria* u. a. (Fig. 22) hingewiesen, an deren Thallus die Gliederung der höheren Pflanzen in ihren Anfängen bereits durchgeführt erscheint und Braunalgen von solcher Organisation möchte ich als Ausgangsformen der Pteridophyten in Anspruch nehmen. Auch den Gametophyten ähnlich gestaltete Lebermoose wie *Blyttia*, *Symphyogyne*, *Hymenophytum* (Fig. 21) können wir hier zum Vergleich mit jungen Farnpflänzchen (Fig. 25) heranziehen, indem er die Formgestaltung der genannten Braunalgentypen wiederholt und nach unserer Auffassung dem Sporophyt ursprünglich homolog ist. Mit Recht vergleicht K. GOEBEL [1]) die mit Haarwurzeln besetzen Rhizome dieser Lebermoose mit den Wurzeln höherer Pflanzen und ihre Assimilationssprosse mit den Blättern etwa eines kleinen Hymenophyllum. Bei den Farnen ist aber die Differenzierung der drei Grundorgane viel schärfer durchgeführt und nicht nur in ihrer äußeren Gestalt und ihrer Entwicklung haben sie ganz bestimmte morphologische Charaktere angenommen, sondern vor allem auch in ihrer anatomischen Struktur. Als etwas ganz Neues erscheinen im Sporophyten der Farnpflanzen die wasserleitenden Tracheiden und Gefäße, deren Bildung wiederum wie so manche andere neue Eigenschaften der Archegoniaten mit der terrestrischen Lebensweise zusammenhing. Erst mit der Differenzierung der Gefäßbündel war dem Sporophyten die Möglichkeit gegeben, sich immer größer und reicher auszugestalten. Aus niedrigen krautigen Gewächsen konnten sich auf diese Weise schließlich stattliche Bäume entwickeln, deren Kronen durch die Gefäßstränge mit Wasser versorgt werden [2]).



Fig. 25. Keimpflanzen von Farnen. *A Pteris cretica*, $^1/_1$. *B Polypodium subauriculatum*, $^1/_1$. Nach der Natur.

Wir müssen annehmen, daß die ersten Farnpflanzen eine besonders hochentwickelte Plastizität besaßen, die sie zu der Leistung der Gefäß-

1) K. GOEBEL, Organographie S. 250.

2) Daß die Wasserversorgung eine sehr wichtige Rolle bei der Entwicklung des Sporophyten zu höheren Stufen der Organisation gespielt hat, ist bereits von D. CAMPBELL hervorgehoben worden (The American Naturalist Vol. 37, 1903, S. 168 und Proceedings of the americ. assoc. for the advancement of science Vol. 52, 1903, S. 481).

bündelbildung befähigte. In Betracht kommt dabei die Tatsache, daß der Sporophyt sich zunächst im Archegoniumbauch zu einem parasitisch ernährten vielzelligen Gewebekörper entwickelt, in welchem sich bald das Bedürfnis nach Leitungswegen für Wasser und Assimilate einstellen mußte.

In auffallender Weise erkennen wir an den Blättern vieler Farne Reminiszenzen an den Thallus algenartiger Vorfahren. Besonders sind es die häufig auftretenden bandförmigen, dichotom gegabelten oder fächerförmigen Farnwedel, die eine für manche Braunalgen sehr charakteristische Form des Thallus wiederholen. Aber unter den Farnen sowohl wie unter den Braunalgen sind auch fiederig verzweigte Flächenorgane nicht selten. In manchen Fällen mögen sich diese von dichotom verzweigten abgeleitet haben, aber man wird doch wohl zu weit gehen, wenn man in schematischer Weise alle Farnwedel auf den gabeligen Typus zurückführen wollte. Schon der Formenkreis der Braunalgen umfaßt eine ungemeine Mannigfaltigkeit, die sich in seinen Abkömmlingen widerspiegeln muß.

Der Vergleich der Farne mit den Braunalgen führt zu der naheliegenden Annahme, daß das Farnblatt, zunächst in seinen primitiven Formen, phylogenetisch einem ganzen assimilierenden Thallussproß beispielsweise von *Padina* oder *Haliseris* (Fig. 22) entspricht[1]. Abgesehen von ihrer äußeren Form lassen die Farnblätter noch andere Anklänge an den Thallus ihrer Vorfahren erkennen, so besonders ihr apikales Wachstum. Bei den Thallophyten sind die Ausgliederungen des Thallus im allgemeinen noch plastisch, ein Unterschied zwischen Stengel und Wurzel an den basalen rhizomartigen Achsen ist noch nicht deutlich ausgeprägt; bei den Kormophyten hingegen ist die Arbeitsteilung und die morphologische Verschiedenheit der drei Grundorgane eine viel schärfere und daher können wir auch eine Homologisierung dieser Organe mit den ähnlichen des Algenthallus nicht strenge und in allen Einzelheiten durchführen.

Bis zu einem gewissen Grade läßt sich das Prothallium der Farne, das einem jugendlichen und einfachen Thallussproß entspricht, mit einem einfachen Primärblatt des Farnsporophyten vergleichen. In der Tat hat ja das herzförmige Prothallium mancher Farne eine große Ähnlichkeit mit solch einem primitiven Farnblättchen und auch die von K. Goebel[2] beschriebenen interessanten Regenerationen an abgeschnittenen Primärblättern, die zur Bildung von Prothallien oder von Mittelbildungen zwischen Prothallien und Blättern oder von kleinen Farnblättchen führten, können für die Wesens-

1) H. Potonié (Naturwiss. Wochenschrift Bd. 6, 1907, S. 168) stellt sich vor, daß die phylogenetische Entstehung der Farnblätter aus Thallusstücken erfolgt sei dadurch, daß Gabeläste übergipfelt und die nunmehrigen Seitenzweige zu Blättern wurden. Wozu diese Übergipfelungshypothese, da schon bei manchen Braunalgen die Gliederung in Rhizom oder Achse und Thallusblatt ausgeprägt ist?

2) K. Goebel, Künstlich hervorgerufene Aposporie bei Farnen. Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der Kgl. bayr. Akad. der Wiss. Bd. 37, 1907, S. 119.

gleichheit beider Gebilde herangezogen werden. Allerdings meint GOEBEL, man gerate dabei auf einen durchaus unsicheren Boden.

Bei den Pteridophyten vollzieht sich die Tetrasporangienbildung in besonderen Ausgliederungen der Blätter oder der Blattachseln, also in Organen, die allgemein zwar als Sporangien bezeichnet werden, diesen Namen aber strenge genommen nicht verdienen, denn sie sind nicht einzelnen Sporangien der Thallophyten homolog, vielmehr entsprechen sie je einem Sorus von hier endogen angelegten Sporangien, die von Wandschichten überdeckt sind. Eine andere Bezeichnung erscheint hier durchaus angebracht und so möchte ich dem bei Phanerogamen gebräuchlichen Namen Pollentheka entsprechend »Sporentheka« in Vorschlag bringen; bei den heterosporen Gefäßpflanzen wäre dann »Mikrosporentheka« und »Megasporentheka«[1]) anzuwenden. Mit Recht hat J. SACHS den Sporophyten der Moose mit dem besonderen Namen »Sporogon« belegt, denn die Mooskapsel, die in den Artdiagnosen ebenso wie der Pollensack auch als Theka bezeichnet wird, kann den Sporentheken der Farne als distinkten Ausgliederungen der Blätter morphologisch nicht gleichwertig gestellt, sondern mit ihnen nur bis zu einem gewissen Grade verglichen werden (vgl. S. 18). Homolog sind nur die Tetrasporangien der Moose und Farne.

Unter den Pteridophyten bezeichnet man die mit mehrschichtiger Wand versehenen Theken der Eusporangiaten und Lycopodinen als primitive, diejenigen der Leptosporangiaten dagegen als weiter entwickelte Formen. Das läßt sich aber nicht erweisen und beide Formen können auch schon gleich an den Anfangsgliedern der Farnpflanzenreihen als Konstruktionsvariationen zum Vorschein gekommen sein.

Die Sporentheka ist ein am Sporophyten der Farnpflanzen zuerst in di· Erscheinung tretendes Organ, das von da ab bis zu den höchst stehenden Blütenpflanzen in seinem wesentlichen Charakter beibehalten wird. Bei den Braunalgen stehen die Tetrasporangien zerstreut auf den Thallussprossen oder in mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Sori. Von solchen Sori können wir die Sporentheken ableiten; sie stellen also nichts prinzipiell Neues vor, sondern verdanken ihre Eigenart nur der weiteren Ausgestaltung von schon vorhandenen Strukturen.

Mit meiner Darstellung der Phylogenie des Moos- und Farnsporophyten steht die von F. O. BOWER[2]) aufgestellte Theorie der »Sterilisation im Sporophyt« in Widerspruch. Er sagt (S. 621):

»In the Bryophytes the fertile region is regarded as a residuum from progressive sterilization; it is suggested, that the same is the case for a strobiloid Pteridophyte, such as Lycopodium, . . . that the archesporium,

---

1) Der Ausdruck »Megaspore« ist vorzuziehen, denn Macrospore bedeutet Langspore. Vergl. CH. J. CHAMBERLAIN, Science Vol. 23, 1906, S. 819.

2) F. O. BOWER, Annals of botany Vol. XVII. 1903, S. 618.

instead of remaining a concrete layer as it is in the larger Musci became discrete in the Lycopods; that the fertile cellgroups formed the centres of projecting sporangia, and that they were associated regularly with outgrowths, perhaps of correlative vegetative origin, which are the Sporophylls.«

Diese Anschauungen Bowers stehen im Einklang mit der von ihm vertretenen Hypothese des antithetischen Generationswechsels bei Archegoniaten[1]), wonach der Sporophyt eine in den Entwicklungsgang eingeschobene Neubildung sei, und keine Homologie mit dem Gametophyten aufweise.

Auch Douglas H. Campbell[2]) teilt diese Anschauungen. Ursprünglich soll der Sporophyt nur eine einfache Masse von Sporentetraden gewesen sein; in Riccia hätten wir einen Sporophyten vor uns, der kaum über dieses Stadium hinausgelangt sei und von solchen Strukturen hätten dann die Sporophyten der höheren Archegoniaten ihre Entwicklung durch fortgesetzte Vermehrung des sterilen Gewebes genommen. Bei aller Anerkennung der Verdienste beider Autoren um die Archegoniatenforschung kann ich diese Hypothesen von meinem Standpunkt aus nicht als zutreffend anerkennen; viel Zustimmung dürften sie nicht erfahren haben[3]).

Allem Anschein nach stellen Bryophyten und Pteridophyten zwei getrennte Gruppen vor. Ich kann mich weder mit der einen Ansicht, nach welcher der Farnsporophyt aus dem Moossporophyt, noch mit der anderen, daß das Moossporogon durch Reduktion aus der Farnpflanze entstanden sein soll, befreunden und gebrauche die Gesamtbezeichnung Archegoniaten daher auch nicht im Sinne einer monophyletischen Entwicklung der beiden Stämme. Die Tatsache, daß keine verbindenden Übergangsformen von Braunalgen zu Moosen oder Farnen bekannt geworden sind, erklärt sich vielleicht aus einem sprungweise erfolgten Übergang, so daß in wenigen Schritten die Ausgangsformen der Archegoniaten ihre wesentlichen Charaktere erhielten. Mögen nun zuerst die Farne und dann die Moose, wie es scheint, entstanden sein oder umgekehrt oder beide gleichzeitig, auf jeden Fall handelte es sich um die beiden ersten Hauptgruppen von Landpflanzen, die sich auf einem weiten, unbewohnten Gebiete mit mannigfaltigem Wechsel der Existenzbedingungen ausbreiten konnten, also die verschiedenartigste Beeinflussung durch äußere Faktoren erleiden mußten. Wenn nicht schon an und für sich den Anfangsgliedern dieser Gruppen eine große Mutationsfähigkeit innewohnte, so mußte sie durch diese Einflüsse hervorgerufen werden und zu einer raschen Weiterentwicklung und Artenneubildung führen.

---

1) F. O. Bower, On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Annals of botany Vol. 4, 1889/91, S. 347.

2) D. H. Campbell, Antithetic versus homologous alternation, The americ. naturalist 1903, S. 153 und Mosses and ferns 1905, S. 567.

3) Vergl. Referat von Solms Laubach, Bot. Ztg. 1904, S. 145.

In den vorstehenden Erörterungen habe ich mich von dem Gesichtspunkte leiten lassen, den Ursprung der Moose und Farne bei solchen Thallophyten zu suchen, deren Strukturen sich möglichst ununterbrochen, mit dem geringsten Ausmaß von Hypothesen, zu den höher stehenden Pflanzengruppen unter Berücksichtigung des Einflusses veränderter Lebensbedingungen auf die Formentwicklung weiter verfolgen lassen. Möge dieser Versuch dazu beitragen, die schwierige Frage nach der Herkunft der höheren Pflanzen ihrer Lösung näher zu bringen; erst wenn alle einigermaßen gangbaren Wege verfolgt worden sind, wird sich ein abschließendes Urteil fällen lassen.

VI. Herkunft der Characeen.

Die Armleuchteralgen nehmen unter den Thallophyten eine eigenartige Stellung ein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie ihrer ganzen Organisation zufolge echte Thallophyten darstellen; das hat schon De Bary[1]) auf Grund seiner Beobachtungen der Befruchtsvorgänge klar ausgesprochen. Scharf abgegrenzt nach oben und unten, sind sie mit den tiefer stehenden Grünalgen durch keinerlei Zwischenformen verbunden und so stößt ihre Ableitung etwa von oogamen Chlorophyceen auf die größten Schwierigkeiten. Vor allem rätselhaft erscheint der Bau der Characeen-Antheridien; ihre Abweichung von allem, was wir sonst von Strukturen des männlichen Sexualorgans kennen, ist für F. Oltmanns[2]) ein Hauptgrund, der Vereinigung der Charen mit den übrigen Algen zu wiederstreben und ihnen zunächst eine völlig einsame Stellung im System anzuweisen, da ihm ein engerer Anschluß dieser Gewächse an die Moose ebenfalls nicht einleuchtet.

H. Hallier[3]) sucht die Vorfahren der Characeen und Archegoniaten bei den Braunalgen; er konstruiert aber eine Entstehungsgeschichte des Antheridiums von Chara und eine Ableitung der Archegonien und Antheridien der Moose von den Sexualorganen der Charen[4]), die auf keiner sicheren Unterlage ruht. Abgesehen von diesen Versuchen lassen sich in der Tat einige Gründe anführen, die auf verwandtschaftliche Beziehungen der Armleuchteralgen zu Braunalgen hinweisen.

1) A. De Bary, Monatsberichte der Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1871, S. 237.

2) F. Oltmanns, Morphol. und Biolog. der Algen I. S. 346.

3) H. Hallier, Jahrb. der Hamburg. Wiss. Anstalten Bd. 19, 1901, 3. Beiheft, S. 71.

4) Die Antheridien von *Chara* denkt sich Hallier »aus denen einer *Cutleria*-artigen Alge in der Weise entstanden, daß 4 sterile Hauptfäden derartig kongenital mit einander verwuchsen, daß sie um ihre fertilen Seitenzweige eine kugelige Hülle bilden« (S. 71). .... »Das Antheridium der Moose durch reichlichere Zellteilung im Rindengewebe und Vereinfachung der inneren Partien aus dem Characeen-Antheridium, das Archegonium der Laubmoose durch kongenitale Verwachsung und zahlreichere Zellteilungen der das Characeen-Archegonium zusammensetzenden Zellfäden aus dem letzteren« (S. 68).

Das männliche Organ der Characeen, dessen Bau und Entwicklung aus der Darstellung und den oft reproduzierten Abbildungen von J. Sachs[1]) allgemein bekannt ist, geht aus einer endständigen, kugeligen Zelle hervor, indem sich diese durch Längs- und Querwände in Oktanten teilt. Jeder Oktant wird durch 2 tangentiale Wände in 3 Zellen zerlegt. So ergeben sich 8 äußere Zellen, die die Wandung liefern, 8 mittlere Zellen, die zu den radial gestreckten Griffzellen werden und 8 innere Zellen, die kugelige Form annehmen und die primären Köpfchenzellen vorstellen. Infolge stärkeren Flächenwachstums der 8 Wandzellen entsteht im Innern ein Hohlraum, in den die Griffzellen mit ihren ansitzenden Köpfchenzellen hineinragen. Jede Köpfchenzelle bildet 3—6 sekundäre Köpfchenzellen und aus diesen sprossen je 3—5 lange, aus scheibenförmigen Zellen bestehende einfache spermatogene Zellfäden, die in den inneren Hohlraum des Organs hineinwachsen.

Überblicken wir die bei Thallophyten auftretenden Formen der Antheridien oder der diesen homologen Gametangien, so finden wir nur in den plurilokulären Gametangien gewisser Braunalgen Gebilde, die morphologisch genau mit den spermatogenen Zellfäden der Characeen übereinstimmen. Ich erinnere beispielsweise an die Gametangien von *Stilophora*[2]), die zu Sori vereinigt, als seitliche Aussprossungen aus der Basis peripherischer Gliederfäden entspringen, ferner von *Myriactis*[3]) und Verwandten.

Ein wichtiger Unterschied ist aber zwischen diesen Gametangien und den spermatogenen Fäden hervorzuheben; erstere entstehen exogen, letztere dagegen endogen.

Im Hinblick auf *Anthoceros*, dessen Antheridien ebenfalls endogen angelegt werden, und auf die endogene Entstehung der Tetrasporangien oder Sporenmutterzellen bei sämtlichen Archegoniaten verliert aber das Verhalten der Characeen-Antheridien seine Seltsamkeit. Bereits W. Hofmeister[4]) hat auf diese Analogie mit Anthoceros hingewiesen und die männlichen Organe der Charen als »Antheridiumstände« betrachtet.

Ich erblicke daher in den spermatogenen Fäden die eigentlichen Antheridien der Characeen und in dem ganzen Organ einen aus 8 Gruppen zusammengesetzten Sorus von Antheridien, der endogen angelegt wird und in einen Hohlraum der Pflanze hineinwächst.

Eine wichtige Stütze erhält diese morphologische Deutung in den von

1) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik 1874, S. 300.

2) Natürl. Pflanzenfam. I. 2, S. 231.

3) ibid. S. 227.

4) W. Hofmeister, Über die Stellung der Moose im System. Flora 1852, S. 8, Anmerkung.

A. Ernst[1]) an hermaphroditischen Exemplaren der *Nitella syncarpa* beobachteten Bildungen, zu deren Verständnis die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Organe kurz berührt werden muß.

Die sog. Eiknospe der Characeen besteht aus einem Oogonium, das von 5 schraubig gewundenen Zellschläuchen dicht umwachsen wird. Die zentrale, anfangs einzellige Oogoniumanlage teilt bei *Chara* an ihrem Grunde eine kleine sog. Wendungszelle von der großen, nur eine Eizelle ausbildenden Oogoniumzelle ab. Bei *Nitella* werden 3 solcher Wendungszellen nach einander abgeschnitten, deren Aufeinanderfolge von K. Goebel[2]) klargestellt wurde. K. Goebel[3]) schließt sich der von A. Ernst gegebenen Deutung dieser Wendungszellen als Reste von 4 oder 8 Zellen, die in ihrer Entstehung und Anordnung mit den Oktanten eines jungen Antheridiums übereinstimmen, an und folgert daraus, daß ursprünglich im Characeen-Oogoninum mehr als eine Eizelle erzeugt wurde. Die Eiknospe würde also danach einen auf ein einziges Oogonium reduzierten Sorus vorstellen.

A. Ernst hat nun an seinen hermaphroditischen Exemplaren von *Nitella syncarpa* beobachtet, daß aus den Wendungszellen Zellen hervorsprossen können, die sich ähnlich wie die Köpfchenzellen in den Antheridiumständen verhalten und in extremen Fällen spermatogene Fäden hervorsprossen lassen. Besonders instruktiv ist der in seiner Fig. 33 Tafel III dargestellte Fall, in welchem von der untersten der 3 Wendungszellen 2 primäre Köpfchenzellen gebildet wurden, aus denen wiederum mehrere, mit langen spermatogenen Fäden besetzte, sekundäre Köpfchenzellen hervorsproßten. Die spermatogenen Fäden haben somit hier exogenen Ursprung genommen. Bildungsabweichungen sind im allgemeinen für die Feststellung von Homologien nur mit Vorsicht zu gebrauchen; am vorliegenden Objekt aber handelt es sich keineswegs um eine krankhafte Bildung, sondern die Antheridiumfäden zeigen normale Beschaffenheit; das Ganze gleicht einem Gametangiensorus.

Das Oogonium von *Chara* erzeugt nur eine Eizelle. Unter den Braunalgen besitzt *Dictyota* auch nur ein eineiiges Oogonium, das wir den vielfächerigen Gametangien ohne Bedenken homolog setzen.

Bei den Characeen scheint die Bildung von Intercellularräumen nur auf die kugeligen Antheridienstände beschränkt zu sein; sie ist nichts Neues im Vergleich zu den inneren Hohlräumen, die in den Sprossen gewisser Braunalgen zum Vorschein kommen.

Die schraubig gewundenen, mit 2 langen Cilien versehenen Spermatozoiden der Characeen weichen in ihrer Gestaltung bedeutend von den-

---

1) A. Ernst, Über Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei *Nitella syncarpa* Kütz. Flora 1901, Bd. 88.

2) K. Goebel, Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora Bd. 90, 1902, S. 282.

3) K. Goebel, ibid. S. 292.

jenigen der übrigen Algen ab und nähern sich mehr denen der Moose. Nach DEBSKIS[1]) Beobachtungen zeigt auch die Karyokinese von Chara mehr Übereinstimmung mit derjenigen der Archegoniaten. Auch E. STRASBURGER[2]), der in seiner kürzlich erschienenen Abhandlung DEBSKIS Befunde für Chara und auch für Nitella bestätigte und erweiterte, gelangt zum Schlusse, daß die Kern- und Zellteilungsvorgänge der Armleuchteralgen in der beobachteten Form sich ebenso bei einer phanerogamen Pflanze vollziehen könnten; es sei das ein Fall mehr, welcher zeige, wie weitgehende Übereinstimmungen sich in dem Gang der phylogenetischen Entwicklung, aus den allgemeinen Eigenschaften des Substrats heraus, einstellen können, wenn eine bestimmte Entwicklungsstufe erreicht sei.

Diese Momente berechtigen keineswegs etwa zu der Annahme einer Ableitung der Moose von den Armleuchteralgen. Da beide Gruppen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Braunalgen verraten, so mögen sie einzelne Charaktere in übereinstimmender Weise hervorgebracht haben. Dahin rechne ich auch die Vorkeimbildung der Charen, die an das Protonema der Laubmoose erinnert, aber schon unter den Braunalgen ihre Vorstufen findet.

Das eigenartigste Merkmal der Vegetationsorgane liegt in der Berindung der langen Internodialzellen der Charasprosse; weder dieses Merkmal noch der regelmäßige quirlige Aufbau der ganzen Pflanze erhebt die Characeen auf eine höhere Stufe der Organisation über die Braunalgen, unter denen z. B. *Spermatochnus paradoxus*[3]), eine Chordariee des atlantischen Ozeans, eine merkwürdig übereinstimmende Entwicklung und Berindung ihrer Sprosse aufweist, worauf bereits J. VELENOVSKY[4]) hingewiesen hat. Auch bei *Desmarestia*[5]) nimmt der Gewebemantel der zentralen Zellreihe seinen Ursprung aus den basalen Gliedern der Seitenzweige.

Es soll damit nicht gesagt sein, daß die Characeen aus diesen Gattungen ihren Ausgang genommen haben. Die Berindung kann bei Chara auch selbständig sich ausgebildet haben, da sie bei Annahme einer Verwandtschaft der Armleuchteralgen mit den Braunalgen in den Kreis der Entwicklungsmöglichkeiten fällt. Wir wissen auch nicht, ob *Nitella* von *Chara* als vereinfachte Form abstammt.

Ohne Zweifel sind die Antheridienstände die rätselhaftesten Gebilde der Characeen. Soll ihre komplizierte Struktur nur der Ausdruck der Tendenz

---

1) B. DEBSKI, Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Botanik 1897, Bd. 30, S. 245 und 1898, Bd. 32, S. 635.

2) E. STRASBURGER, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner Festschrift. Wien 1908, S. 24.

3) Vgl. J. REINKE, Atlas der deutschen Meeresalgen, 2. Heft, 1891, Taf. 33. — Nat. Pflanzenfamilien I. 2, S. 234 oder OLTMANNS l. c. I. S. 388.

4) J. VELENOVSKY, Vgl. Morphologie I. 1905, S. 73.

5) Nat. Pflanzenfam. I. 2, S. 210.

einer aufsteigenden Entwicklung sein? Ich kann mir nicht vorstellen, daß die Umwandlung eines exogenen in einen endogenen Antheridiensorus ohne den Einfluß anders gearteter äußerer Existenzbedingungen erfolgen konnte. Es fehlt allerdings an sicheren Anhaltspunkten, um zu entscheiden, in welcher Weise die Herausbildung der besonderen Charaktere der heutigen Armleuchteralgen etwa durch Standortswechsel ihrer Vorfahren in die Wege geleitet wurde.

Aus obigen Betrachtungen ergibt sich, daß die Characeen im Bau ihrer Sexualorgane und ihrer Sprosse viel nähere Beziehungen zu Braunalgen als zu Grünalgen aufweisen und sich daher im System an die ersteren als eigenartiger Thallophytenstamm anreihen, durchaus getrennt von den Archegoniaten, die ihre eigenen Entwicklungsbahnen eingeschlagen haben.

Darmstadt, Februar 1908.